


600020235l


E. BIBL. RADCL









LEHRBUCH

DER

BOTANIK

NACH DEM

GEGENWÄRTIGEN STAND DER WISSENSCHAFT

BEARBEITET

VON

DR. JULIUS SACHS,

ORDENTLICHEM PROFESSOR DER BOTANIK IN WÜRZBURG.

DRITTE ABERMALS VERMEHRTE UND STELLENWEISE NEUBEARBEITETE AUFLAGE.

MIT 461 ABBILDUNGEN IN HOLZSCHNITT.

LEIPZIG,

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN.

1873.


RADCLIFFE LIBRARY
UNIVERSITY
18 DEC 72
MUSEUM
OXFORD

Vorrede.

Das hier vorliegende Lehrbuch der Botanik soll den Anfänger in den gegenwärtigen Zustand unserer Wissenschaft einführen, es soll ihn nicht nur mit den wichtigsten bereits festgestellten Thatsachen des Pflanzenlebens bekannt machen, sondern auch auf die Theorien und Probleme hinweisen, mit denen sich die botanische Forschung jetzt vorwiegend beschäftigt; die Anordnung des Stoffes, die Gliederung des Ganzen, die Darstellungsweise im Einzelnen ist ausschliesslich auf diesen Zweck berechnet. Weitläufige Auseinandersetzungen über Fragen von mehr untergeordneter Bedeutung habe ich vermieden, um die Bestimmtheit der Umrisse des Bildes, welches ich entwerfen wollte, nicht zu verwischen; nur wo es sich um die Feststellung von Thatsachen oder um die Begründung von Ansichten fundamentaler Bedeutung handelte, habe ich mir hin und wieder einige kritische Bemerkungen gestattet.

Die geschichtliche Entwickelung botanischer Begriffe und Anschauungsweisen gehört meiner Ansicht nach nicht in ein Lehrbuch der Botanik; die Darstellung würde dadurch nur verwickelt, das System zusammenhängender Begriffe, die Logik der Thatsachen gestört.

Es wäre daher auch überflüssig gewesen, wissenschaftliche Arbeiten, die nur noch historisches Interesse haben, zu citiren; bei den Citaten kam es mir vielmehr vor Allem darauf an, dem Anfänger solche Schriften zu nennen, in denen er ausführlichere Belehrung über Dinge findet, die ich hier nur kurz berühren konnte; zuweilen habe ich auch Arbeiten Anderer nur desshalb citirt, weil sie von den meinigen abweichende Ansichten vertreten; der Anfänger wird so in den Stand gesetzt, sich selbst ein Urtheil zu bilden. Ein Theil der Citate hat endlich nur den Zweck, die Autoritäten zu nennen, auf die ich mich bei Erwähnung solcher Thatsachen stütze, die ich nicht, oder nicht hinreichend aus eigener Anschauung kenne. Uebrigens wird ein aufmerksamer Leser aus meiner Behandlung der Literatur auch leicht die Namen und die Bedeutung derjenigen Forscher kennen lernen, welche zumal in neuerer Zeit die Wissenschaft wesentlich gefördert haben.

Die weit überwiegende Mehrzahl der Abbildungen sind Originale, viel das Resultat langwieriger Untersuchungen; bei den Copieen ist der Name de Autors, dem sie entlehnt sind, jederzeit in der Figurenerklärung angegeben übrigens habe ich fremde Abbildungen nur dann benutzt, wenn mir die betref fenden, oft gerade die lehrreichsten, Objecte nicht zu Gebote standen, ode wenn es mir unmöglich schien, derzeit Besseres zu liefern.

Ueber den Gedankengang des ganzen Buches wird die hier folgende In haltsübersicht hinreichend Auskunft geben; zahlreiche Einzelnheiten finde man mit Hilfe des Registers; Anfänger möchte ich besonders darauf aufmerk sam machen, dass wissenschaftliche Kunstausdrücke, die zuweilen an Stelle des Buches vorkommen, wo sie noch nicht erklärt worden sind, mit Hilfe de Registers leicht ihre Erklärung finden.

Zur dritten Auflage.

Bei der Bearbeitung dieser dritten Auflage habe ich nicht nur die seit den Erscheinen der zweiten neu hinzugekommene Literatur sorgfältig benutzt un citirt, sondern auch wichtigere ältere Arbeiten, deren Studium dem Anfänge von besonderem Vortheil sein kann, nachgetragen.

Nachdem die allgemeine Morphologie der äusseren Gliederung der Pflan zen, sowie die Theorie der Phanerogamen schon in der zweiten Auflage ein umfassende Neubearbeitung erfahren hatte, konnte ich mich diesmal darau beschränken, in der Zellen- und Gewebelehre und in der speciellen Morpho logie der Gefässkryptogamen diejenigen Veränderungen im Einzelnen vorzu nehmen, welche den Fortschritten der Literatur entsprechen.

Ganz anders gestaltete sich meine Aufgabe bezüglich des dritten Buches welches die Physiologie enthält; die ersten Abschnitte desselben bis zu de Kapitel über die Sexualität waren in den beiden ersten Auflagen sehr kurz be handelt worden, mit Rücksicht auf mein Handbuch der Experimentalphysiologie in welchem ich einige Jahre vorher dieselben Fragen ausführlich dargestell hatte. Nun schien mir aber schon die wünschenswerthe Ebenmässigkeit in de Behandlung der einzelnen Theile des Lehrbuchs eine grössere Ausführlichkei in diesem Theil zu rechtfertigen, andererseits kam aber noch hinzu, dass sic meine Ansichten in mehreren wichtigen Fragen der Physiologie geändert ode weiter ausgebildet hatten, theils in Folge neuer Erscheinungen in der Literatu noch mehr aber in Folge eigener Forschungen, die in den letzten Jahren vor wiegend einer besseren Einsicht in die mechanischen Vorgänge des Wachsens und die Natur der Gewebespannung gewidmet waren. So sind aus dem We nigen, was der frühere § 2 (III. Buch) enthielt, nunmehr zwei ganz neu

Kapitel entstanden, nämlich das vierte und fünfte der neuen Auflage. Ich verkenne keineswegs die Gefahr, der sich der Verfasser eines Lehrbuchs aussetzt, wenn er neue Ansichten von ganz fundamentaler Bedeutung, welche älteren zum Theil von ihm selbst früher gehegten Meinungen zuwiderlaufen, in einem kurzen, gedrängten Abriss darstellt, ohne dass der enge Raum eine ausführliche Begründung jeder Behauptung zulässt, während gerade die in einem Lehrbuch nöthige Bestimmtheit des Ausdrucks auch da eine entschiedene Formulirung fordert, wo sonst eine vorsichtig abwägende Darstellung am Platz wäre. Ich gebe mich jedoch der Hoffnung hin, dass Fachgenossen diese Umstände würdigen und dabei zugeben werden, dass nicht nur in speciellen Untersuchungen, sondern auch in übersichtlichen Darstellungen, welche den Zusammenhang zahlreicher und sehr verschiedener Erscheinungen klar zu legen oder anzudeuten suchen, wissenschaftliches Verdienst enthalten sein kann.

Um einem mehrfach gehörten Wunsch zu genügen, will ich hier auf diejenigen Stellen der dritten Auflage verweisen, welche der zweiten gegenüber, wesentliche Veränderungen oder ganz neue Bearbeitung erfahren haben, wobei ich jedoch sehr zahlreiche kleinere Zusätze und Veränderungen des Textes ganz übergehe:

Durch diese Neuerungen hat das ganze Buch 10 Bogen an Umfang gewonnen, wovon mehr als 8 Bogen auf die ersten fünf Kapitel der Physiologie entfallen.

So wie mich bei der Bearbeitung der zweiten Auflage die Herren Prof. Hanstein und Prof. Millardet durch Mittheilung wichtiger, damals noch nicht publicirter Entdeckungen und Figuren unterstützten, habe ich diesmal für

zahlreiche, gleiche Zeichen des Vertrauens zu danken den Herren Dr. Pfeffe (über Aleuron, Asparagin, Reizbarkeit), Prof. Leitgeb (über Lebermoose) Prof. de Vries (über Ranken und Schlingpflanzen), Prof. Kraus (übe Chlorophyll, Dr. Warming (Urmutterzellen des Pollens), Dr. Prant (Wachsthum der Blätter), Dr. von Wolkoff (negativen Heliotropismus).

Während des Druckes, der volle 10 Monate in Anspruch genommen, sin einige wichtige Arbeiten erschienen, die ich leider nicht mehr benutzen konnte so z. B. Martinet: organes de secretion (Ann. des sc. nat. 1872, T. XIV) Oscar Brefeld: botan. Untersuchungen über die Schimmelpilze (Leipzig 1872) Strasburger: die Coniferen und Gnetaceen (Jena 1872), Janczewsky vergleichende Untersuchungen über die Entwickelungsgeschichte des Archego niums (Botan. Zeitg. 1872, No. 21 ff.), Hegelmaier: über Lycopodium (ebend No. 44). Die umfassende Arbeit van Tieghem's recherches sur la symmétri de structure des plantes vasculaires (Ann. des sc. nat. 1871, T. XIII) is leider zu spät in meine Hände gekommen, um noch benutzt zu werden.

Würzburg, den 5. November 1872.

Dr. J. Sachs.

Inhaltsübersicht.

Erstes Buch.

Allgemeine Morphologie.

Erstes Kapitel.

Morphologie der Zelle.

Zweites Kapitel.

Morphologie der Gewebe.

Drittes Kapitel.

Morphologie der äusseren Gliederung.

Zweites Buch.

Specielle Morphologie und Grundzüge der Systematik.

Erste Gruppe: **Die Thallophyten.**

Zweite Gruppe: **Die Characeen.**

Dritte Gruppe: **Die Muscineen.**

Seite

Vierte Gruppe: Die Gefässkryptogamen.

Fünfte Gruppe: Die Phanerogamen.

Drittes Buch.

Physiologie.

Erstes Kapitel.

Die Molecularkräfte in den Pflanzen.

Zweites Kapitel.

Chemische Vorgänge in der Pflanzen.

Drittes Kapitel.

Allgemeine Lebensbedingungen der Pflanzen.

Viertes Kapitel.

Mechanik des Wachsens.

Fünftes Kapitel.

Periodische und Reizbewegungen ausgewachsener Organe.

Sechstes Kapitel.

Sexualität.

Seite

Siebentes Kapitel.

Entstehung der Pflanzenformen.

Erstes Buch.

Allgemeine Morphologie.

Erstes Kapitel.

Morphologie der Zelle.

§ 1. Vorläufige Orientirung über das Wesen der Zelle. Die Substanz der Pflanzen ist nicht homogen, sondern zusammengesetzt aus kleinen, dem unbewaffneten Auge meist nicht mehr unterscheidbaren Gebilden, deren jedes, wenigstens zeitweilig, ein in sich geschlossenes Ganzes darstellt, in welchem, von aussen nach innen, feste, weiche und flüssige Schichten von chemisch verschiedener Natur concentrisch zusammengeordnet sind. Diese Gebilde sind es, die man als Zellen bezeichnet. Gewöhnlich sind ihrer viele dicht zusammengelagert und fest verbunden, sie bilden dann ein Zellengewebe; bei jeder sich vollständig auslebenden Pflanze kommt aber wenigstens einmal eine Zeit, wo an bestimmten Stellen gewisse Zellen sich aus dem Verbande abtrennen und vereinzelt jede für sich einen besonderen Lebenslauf beginnen (Sporen, Pollenkörner, Eizellen, Brutzellen).

Wie Gestalt und Grösse der ganzen Pflanze, so ist auch Form, Gliederung und Volumen der Zellen einer gesetzmässigen Veränderung unterworfen, und ihr Wesen kann daher nicht durch Kenntniss eines einzelnen Zustandes, es muss vielmehr aus den Veränderungen, die man die Lebensgeschichte der Zelle nennen kann, erschlossen werden. Da ferner jede Zelle für die Oekonomie der Pflanze eine bestimmte Rolle übernimmt, d. h. gewissen chemischen oder mechanischen Zwecken vorzugsweise dient, so zeigt sich auch in den Zellenformen eine Mannigfaltigkeit, welche den verschiedenen Functionen entspricht. Diese Verschiedenheiten treten aber gewöhnlich erst dann hervor, wenn die Zellen ihren ersten Jugendzustand verlassen haben; die jüngsten Zellen einer Pflanze sind von einander nur wenig verschieden.

Das in allen Zellen waltende Gestaltungsgesetz tritt in der Jugend also reiner hervor; je mehr die sich ausbildenden Zellen sich ihren specifischen Lebensaufgaben anpassen, desto mehr wird es unkenntlich. Jenes schon oben kurz angedeutete morphologische Gesetz der Zellen wollen wir nun specieller darzulegen suchen.

Die überwiegende Mehrzahl der Zellen in saftigen, lebenden Pflanzentheilen, z. B. jungen Wurzeln, Blättern, Internodien, Früchten, zeigt sich zusammen-

gesetzt aus drei concentrisch gelagerten Schichten, einer äusseren, festen, elastischen Haut, Zellhaut (Zellwand), welche aus einem ihr eigenthümlichen Stoff, der Cellulose, besteht (Fig. 1. *C, h*); der Innenseite dieser allseitig geschlossenen Haut dicht anliegend findet sich eine zweite ebenfalls allseitig geschlossene Schicht, deren Substanz weich, unelastisch ist und immer eiweissartige Stoffe enthält; diese Substanz wurde von ihrem Entdecker, H. v. Mohl, mit dem sehr bezeichnenden Namen: Protoplasma belegt[1]; es bildet in dem hier betrachteten Zustand der Zellen einen von der Zellwand umschlossenen Sack, in welchem meist noch andere Protoplasmaportionen in Form von Platten und Strängen vorhanden sind (Fig. 1. *C, p*). Bei manchen niederen Gewächsen fehlend, bei allen höheren Pflanzen ausnahmslos, liegt in dem Protoplasma eingebettet ein rundlicher Körper, dessen Substanz der des Protoplasmas sehr ähnlich ist; es ist der Zellkern (Fig. 1. *C, k*). Der von dem Protoplasmasack umschlossene Hohlraum ist mit einer wässerigen Flüssigkeit, dem Zellsaft (Fig. 1. *C, s*) erfüllt. Ausserdem finden sich sehr gewöhnlich noch körnige Gebilde im Innern der Zelle, die wir aber für den Augenblick ausser Acht lassen können.

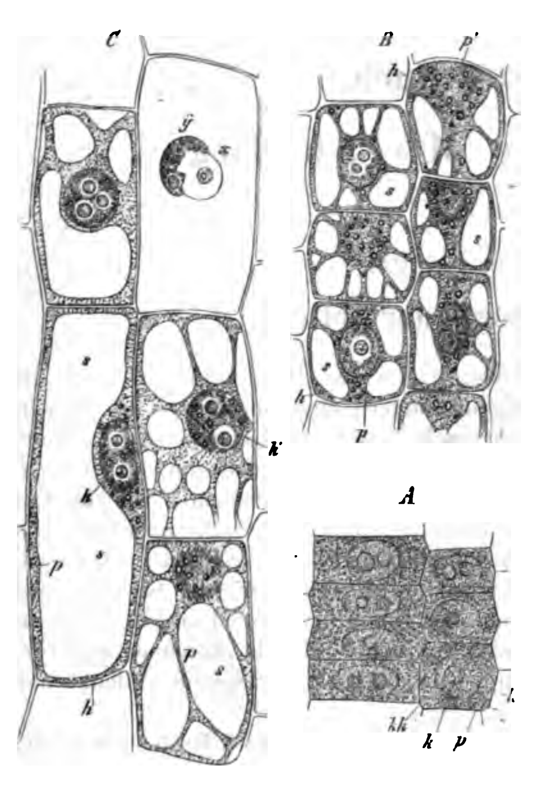


Fig. 1. Parenchymzellen aus der mittleren Schicht der Wurzelrinde von Fritillaria imperialis; Längsschnitte nach 550maliger Vergrösserung. *A* dicht über der Wurzelspitze liegende, sehr junge Zellen, noch ohne Zellsaft; *B* die gleichnamigen Zellen etwa 2 Millimeter über der Wurzelspitze, der Zellsaft *s* bildet im Protoplasma *p* einzelne Tropfen, zwischen denen Protoplasmawände liegen; *C* die gleichnamigen Zellen etwa 7—8 Millimeter über der Wurzelspitze; die beiden Zellen rechts unten sind von der Vorderfläche gesehen, die grosse Zelle links unten im optischen Durchschnitt gesehen; die Zelle rechts oben durch den Schnitt geöffnet; der Zellkern lässt unter dem Einfluss des eindringenden Wassers eine eigenthümliche Quellungserscheinung wahrnehmen (*x y*).

Zellen von der hier betrachteten Entwickelungsstufe bestehen also aus fester Haut, weichem Protoplasma (sammt Kern) und flüssigem Zellsaft. Anfangs aber fehlt der Saft; untersucht man dieselben Zellen in einem sehr frühen Entwickelungszustand, so sind sie kleiner (Fig. 1. *A*), ihre Haut dünner, das Protoplasma stellt einen soliden Körper dar, in dessen Mitte der verhältnissmässig sehr grosse Zellkern (*k*) liegt. Der Zellsaft findet sich erst dann ein, wenn die ganze Zelle an Volumen rasch zunimmt (Fig. 1. *B*), er tritt anfangs in Form von Tropfen (Vacuolen) im Inneren des Protoplasmakörpers auf (Fig. 1. *B, s*), später fliessen diese gewöhnlich zusammen und bilden einen einzigen Saftraum (Fig. *C*.

1) H. v. Mohl: über die Saftbewegungen im Inneren der Zellen, Botanische Zeitung 1846, p. 73.

C, s. welcher von dem nun sackartig hohl gewordenen Protoplasmakörper umschlossen wird.

In ihrer frühesten Jugend zeigen auch die Zellen des Holzes und Korkes der Bäume Entwickelungszustände, welche im Wesentlichen den durch Fig. 1 dargestellten entsprechen. Bei diesen Zellen aber folgt dem Auftreten des Zellsaftes sehr bald ein neuer Zustand: das kernhaltige Protoplasma verschwindet nämlich und lässt die entweder mit Luft oder mit Wasser erfüllte Zellhaut zurück. Das ältere Holz und der fertige Kork bestehen also aus einem blossen Gerüst von Zellhäuten.

Nun tritt aber ein gewichtiger Unterschied auf in dem Verhalten der Zellen, welche einen Protoplasmakörper enthalten, und denen, wo er bereits verschwunden ist. Nur die ersteren sind im Stande zu wachsen, neue chemische Verbindungen zu erzeugen, unter Umständen auch neue Zellen zu bilden: die letzteren sind niemals einer weiteren Entwickelung fähig, sie dienen dem Pflanzenkörper nur noch durch ihre Festigkeit, Wasseranziehung und eigenthümliche Form, wie das Holz, oder als schützende Hülle, welche, wie das Korkgewebe, die saftigen, lebenden Zellenmassen umgiebt.

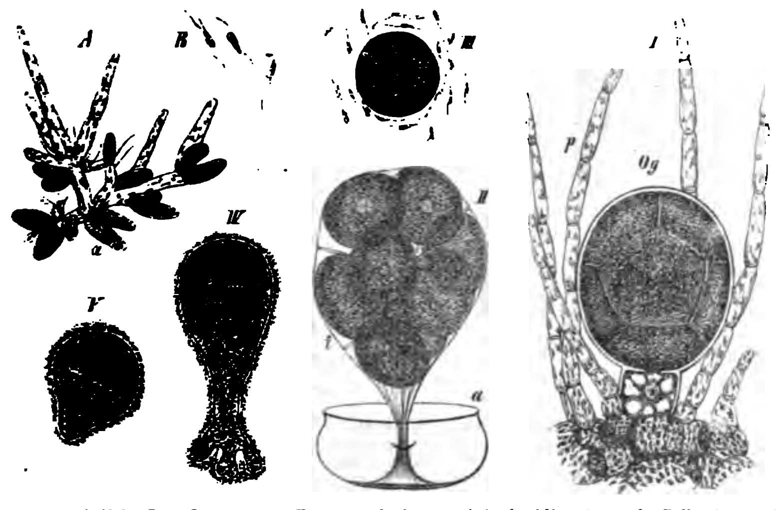


Fig. 2. Geschlechtliche Fortpflanzung von Fucus vesiculosus; A Antheridien tragende Zellenfäden, B Spermatozoiden. I Oogonium Og mit Paraphysen p; II die äussere Haut a des Oogoniums ist geplatzt, die innere i hervorgetreten, sie enthält die Eier; III ein ausgetretenes Ei, von Spermazoiden umschwärmt; V erste Theilung des befruchteten Eies. IV junger Fucus, durch Wachsthum des befruchtenden Eies entstanden (nach Thuret: Ann. des sciences nat. 1851 T. II. B 330mal, alles andere 160mal vergr.)

Da nun in den vom Protoplasma verlassenen Zellen keine weiteren Entwickelungsvorgänge mehr stattfinden, so ist schon daraus zu schliessen, dass jenes die nächste Ursache der letzteren sei. Wir werden in einem folgenden Paragraphen sehen, dass die Entwickelung jeder Zelle mit der Bildung eines Protoplasmakörpers beginnt, dass auch die Zellhaut von ihm erzeugt wird, noch auffallender tritt aber das Verhältniss des Protoplasma zur Zellbildung in solchen Fällen hervor, wo es als nackter, scharf begrenzter, solider Körper eine Zeit lang fortlebt, um sich erst später wieder mit einer Zellhaut zu umkleiden und Zellsaft in sich aufzunehmen. Ein klares Beispiel liefert die Fortpflanzung der Fucaceen.

An den fruchtbaren Aesten dieser grossen Wasseralgen, unter denen wi
F. vesiculosus als Beispiel nehmen, bilden sich in eigenthümlichen Behältern
Zellen, die Oogonien (Fig. 2. *Og*); der von der Zellhaut umschlossene Raum
selben erfüllt sich dicht mit feinkörnigem Protoplasma, welches anfangs
homogene Masse darstellt; zuletzt aber in acht Portionen zerfällt, die den
raum des Oogoniums dicht erfüllend sich gegenseitig drücken und poly
erscheinen. Die Wandun
Oogoniums besteht aus
Schichten; die äussere platzt
aus ihr tritt die innere in
eines Sackes hervor, der
unter Wasseraufnahme ausd
in dem nun geräumigeren
runden sich die Protoplasm
tionen ab (Fig. 2. *II*), dann
reisst auch dieser, und die
vollkommen sphärisch abrun
den Protoplasmakörper trete
Freie. Durch die befruch
Wirkung anderer kleinerer
plasmagebilde, der Sperma
den, werden diese Kugeln zu
terer Entwickelung angeregt
dem Inneren der Protoplasma
(des befruchteten Eies) tri
nächst eine farblose Substan
vor, welche zu einer gesch
nen Zellhaut erhärtet. Di
entstandene Zelle wächst nu
zwei verschiedenen Richtun
verschiedener Weise und
durch weitere Umbildungen (
V und *IV*) eine junge F
pflanze.

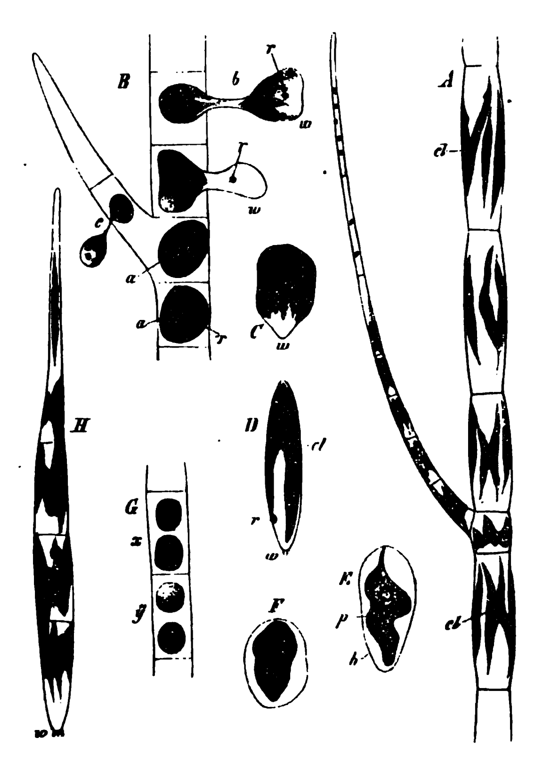


Fig. 3. Stigeoclonium insigne (nach Nägeli, Pflanzenphysiol. Untersuchungen Heft I); *A* ein aus einer Zellenreihe bestehender Ast der Alge mit einem Seitenzweig; *cl* sind grün gefärbte Protoplasmagebilde (Chlorophyll), welche dem farblosen, in der Zeichnung nicht sichtbaren Protoplasmaschlauch jeder Zelle eingebettet sind; *B* die Protoplasmakörper der Zellen contrahiren sich und treten durch Oeffnungen der Zellhäute hinaus; *C* Schwärmspore noch ohne Haut: *D* eine solche zur Ruhe gekommen, bei *E* und *F* getödtet; das Protoplasma *p* zieht sich zusammen und lässt die neugebildete Zellhaut *h* erkennen; *H* eine junge aus der Schwärmspore erwachsene Pflanze; *G* zwei Zellen eines Fadens, die in Theilung begriffen sind. Der Protoplasmakörper jeder Zelle (*x* und *y*) ist einstweilen in 2 gleiche Theile zerfallen und durch ein zugesetztes Reagens contrahirt.

Noch deutlicher als in d
Falle zeigt sich die Selbständ
des Protoplasmakörpers einer
bei der Bildung der Schw
sporen der Algen und ma
Pilze. Hier zieht sich in
Fällen, wie bei Stigeoclonium insigne (Fig. 3. *B*, *a*), der mit Zellsaft er
Protoplasmasack einer Zelle zusammen, er lässt das Wasser des Zellsaftes
treten und bildet einen soliden rundlichen Klumpen, der nun durch eine Oef
der Zellhaut entweicht und durch innere Kräfte getrieben, im Wasser u
schwimmt (*C*). Während seines Austritts aus der Zellhaut zeigt der Protopla
körper durch seine Bewegungen und Gestaltveränderungen, dass er weich
dehnsam ist, aber einmal befreit, nimmt er eine specifisch bestimmte.

innere Kräfte bedingte Gestalt an. Endlich, meist nach einigen Stunden, kommt die Schwärmspore zur Ruhe; wird sie durch geeignete Mittel getödtet, so zieht sich der Protoplasmakörper zusammen (*E*, *F*, *p*) und lässt nun eine feine Zellhaut erkennen, die er bei seinem Austritt und am Anfang des Schwärmens nicht besass. Einmal zur Ruhe gekommen verändert er auch seine Gestalt und nimmt er an Volumen zu, indem sich im Inneren flüssiger Zellsaft ansammelt. Die so gebildete Zelle wächst nun in einer der specifischen Natur der Pflanze entsprechenden Weise, in unserem Beispiel vorwiegend in die Länge (Fig. 3. *D* und *H*), worauf weitere Veränderungen (hier z. B. Zelltheilungen) eintreten.

Diese und zahlreiche andere Beispiele zeigen uns, dass der Protoplasmakörper die Zelle bildet: die Zelle, in dem oben definirten Sinn, ist offenbar nur eine weitere Entfaltungsform desselben, die gestaltenden Kräfte gehen von ihm aus. Man hat sich daher gewöhnt, einen derartigen Protoplasmakörper selbst als Zelle zu betrachten und ihn als nackte, hautlose Zelle, primordiale Zelle, zu bezeichnen; er verhält sich zu einer mit Haut und Zellsaft versehenen Zelle etwa so, wie eine Larve zu dem fertigen Insect, welches sich, reicher gegliedert, aus jener entwickelt.

Die Entwicklung einer Schwärmspore, sowie die eines Fucuseies zeigt, was sich übrigens auch für jede andere Zelle bestimmt nachweisen lässt, dass die Substanz, aus der sich die Zellhaut bildet, vorher im Protoplasma in irgend einer unkenntlichen Form enthalten war; die Zellhautbildung muss also aufgefasst werden als eine Trennung vorher in Protoplasma gemengter Stoffe. Ebenso ist das Wasser des Zellsaftes, obgleich von aussen her aufgenommen, doch durch das Protoplasma eingetreten, und indem es sich als Zellsaft in dessen Inneren ansammelt, nimmt es lösliche Stoffe aus diesem auf; insofern erscheint auch die Bildung des Zellsaftes als eine Auseinanderlegung vorher im Protoplasma gemengter Stoffe. Wir werden später sehen, dass auch die Substanz des Zellkerns, wo er vorkommt, ursprünglich im Protoplasma vertheilt war, dass der Kern durch Ansammlung gewisser Protoplasmatheilchen um das Centrum der werdenden Zelle entsteht. So erscheint die mit Haut, Kern und Zellsaft versehene (entwickelte) Zelle als das Resultat einer Differenzirung vorher im Protoplasma gemengter Stofftheilchen. Das Wesentliche ist hierbei, dass diese Differenzirung immer zur Bildung concentrisch gelagerter Schichten führt, deren äussere, die Zellhaut, fest und elastisch, die mittlere, der Protoplasmaschlauch, weich und unelastisch ist. Ist die Zelle wie gewöhnlich anfangs ohne Saftraum, so ist in der Mitte das Protoplasma weicher und wasserreicher, oder es bildet sich hier ein Zellkern, der wenigstens bei jungen Zellen immer wasserreicher sein dürfte, als das umgebende Protoplasma. Tritt endlich der Zellsaft auf, so ist der Innenraum der Zelle mit wirklicher Flüssigkeit erfüllt, in welcher der Kern oft noch, vom Protoplasma umgeben, eine centrale Lage behauptet, oder, wie gewöhnlich, er tritt sammt dem Protoplasma an den Umfang des Saftraumes, er wird wandständig. Indem man früher nur diesen einen, allerdings am häufigsten der Beobachtung sich darbietenden Entwickelungszustand der Zelle in's Auge fasste, wo dieselbe als ein von der Zellwand begrenzter Saftraum erscheint, schien es gerechtfertigt, die Zelle als ein Bläschen zu definiren; es liegt aber auf der Hand, dass dieses Schema auf viele wirkliche Zellen nicht passt, z. B. auf junge Gewebezellen wie Fig. 1. *A*), von deren wahrem Wesen man doch eine sehr unklare Vorstellung bekommen würde.

wenn man sie als Bläschen auffassen wollte. Noch weniger passt der Ausdruck auf den Bau der Schwärmzellen und der Fucuseier.

§ 2. Verschiedenheit der Zellformen. Bei den im vorigen Paragraphen geschilderten Gestaltungen bleibt die Entwickelung der Zellen selten stehen. Gewöhnlich treten in den einzelnen Theilen der Zelle noch weitere Formenveränderungen auf. Das Gesammtvolumen der ganzen Zelle nimmt unter entsprechender Vermehrung des Zellsaftes gewöhnlich längere Zeit hindurch zu; nicht selten steigert es sich auf das Hundert- ja Tausendfache des Volumens, welches die Zelle bei ihrer Entstehung besass. Während dieser Vergrösserung wird gewöhnlich der Umriss, die Gesammtform der ganzen Zelle verändert; war sie anfangs rundlich oder polyedrisch, so kann sie später langgestreckt, fadenförmig, schlauchartig, lang prismatisch oder breit tafelförmig, vielarmig verzweigt erscheinen. Die Zellhaut kann an Dicke sehr bedeutend zunehmen: gewöhnlich ist diese Verdickung ungleichförmig: einzelne Stellen bleiben dünn, an anderen springt die verdickte Zellhaut nach innen oder nach aussen hin vor, es treten bandförmige Erhabenheiten, Stacheln, Buckeln u. s. w. auf. In der Substanz der Zellhaut selbst machen sich Verschiedenheiten geltend, welche dahin streben, ihr eine grössere Fertigkeit, Elasticität, Härte, oder umgekehrt mehr Weichheit, Schmiegsamkeit zu ertheilen. — Das Protoplasma kann bei jenen Vorgängen an Masse immer mehr zurücktreten, so dass es schliesslich eine ungemein dünne Haut darstellt, die der Zellwand so dicht anliegt, dass sie erst bei der Zusammenziehung sichtbar wird; es kann nach vollendetem Wachsthum der Zellhaut auch ganz verschwinden. In vielen anderen Fällen aber vermehrt sich das Protoplasma bei der Volumenzunahme der Zelle; es bildet einen dickwandigen Sack, dessen Substanz in beständiger Bewegung begriffen ist, oft durchziehen fadenartige oder bandförmige Protoplasmastränge den Saftraum der Zelle. In den äusserlich grün erscheinenden Zellen sondern sich gewisse Theile des Protoplasmas ab und nehmen eine grüne Färbung an; diese Chlorophyllkörper können in Form von Bändern, Sternen, unregelmässigen Klumpen auftreten, gewöhnlich aber bilden sie zahlreiche rundliche Körner, und immer erscheinen die Chlorophyllkörper als Theile des gesammten Protoplasmakörpers einer Zelle. Zuweilen sind dem grünen Farbstoff, der diese Theile des Protoplasmas tingirt, anders gefärbte (rothe, blaue oder gelbe) Pigmente beigemengt (Florideen, Oscillatorien, Diatomeen), oder die Chlorophyllkörper nehmen später durch Veränderungen ihres Farbstoffes andere, meist gelbe oder rothe Färbung an. Auch im Zellsaft können Farbstoffe gelöst auftreten. Die anderen, äusserst zahlreichen, in der Zelle entstehenden chemischen Verbindungen sind meist im Zellsaft gelöst; manche derselben nehmen aber bestimmte Formen an, es entstehen Fettkörner, Oeltropfen, häufig echte Krystalle oder krystallähnliche Körper: eine der gewöhnlichsten, mit Ausnahme der Pilze und einiger Algen und Flechten wohl in allen Pflanzen vorkommenden körnigen Verbindungen sind die Stärkekörner, die oft in einer alle anderen Stoffe überwiegenden Menge in den Zellen angehäuft werden.

Die am vollkommensten ausgebildeten Zellen finden sich bei einigen Familien der Algen, den Conjugaten, Siphoneen und Diatomeen. Da hier eine und dieselbe Zelle die Organe aller vegetativen Functionen in sich vereinigt und zugleich eine gewisse Vielseitigkeit in den Lebenserscheinungen auftritt, so gewinnt die ganze Zelle einen hohen Grad der Differenzirung, die einzelnen Theile, die Zellhaut, der Protoplasmakörper und seine Ein-

schlusse zeigen eine so mannigfaltige Gliederung, wie sie an den verschiedenen Theilen einer und derselben Zelle gleichzeitig sonst nicht vorkommt. Dazu kommt noch, dass hier oft dieselbe Zelle die verschiedensten Metamorphosen durchzumachen hat, so dass sie neben der mannigfaltigen räumlichen Gliederung auch noch eine Reihenfolge zeitlicher Gestaltveränderungen darbietet. Daher sind diese Algenformen für eine sichere Auffassung des Wesens der Zelle so wichtig geworden (Buch II. Algen). Vor Allem sind diese Zellen auch dadurch ausgezeichnet, dass sie, nachdem sie den höchsten Grad der Ausbildung erreicht haben, im Stande sind, sich zu theilen, sich zu vermehren, dass sie endlich eher oder später ihre Zellhaut aufgeben, ihren Protoplasmakörper sammt allen brauchbaren Einschlüssen desselben (Stärke, Oel, Chlorophyll u. s. w.) zusammenziehen, das Zellsaftwasser ausstossen und eher oder später eine neue Zelle bilden.

Uebergehen wir die unzähligen Zwischenformen und wenden wir uns sofort zu dem anderen Extrem, zu denjenigen Pflanzen, wo ein Individuum meist aus Tausenden, ja Millionen von Zellen besteht, wie es bei den Gefässkryptogamen und Phanerogamen der Fall ist, und wo zugleich die verschiedenen Theile des Pflanzenkörpers ganz verschiedene morphologische Ausbildung erfahren und verschiedenen Functionen zur Erhaltung des Ganzen angepasst sind. Da finden wir denn, dass gewisse Zellen niemals ihre volle Ausbildung erreichen, sie bleiben beständig in dem Jugendzustand, den unsere Fig. 1. *A* darstellt, sie dienen aber dem Ganzen dadurch, dass sie beständig neue Zellen durch Theilung erzeugen, die dann ihrerseits eine neue Ausbildung erfahren. Solche ausschliesslich der Erzeugung neuer Zellen dienende Zellen findet man an der Spitze jeder Wurzel, jedes Zweiges, häufig an der Basis der Blätter. Die hier erzeugten Zellen erfahren nun je nach ihrer Lage verschiedene Ausbildung, und zwar meist so, dass ganze schichtenweis oder strangartig angeordnete Complexe dem gleichen Bildungstriebe folgen. Die einen wachsen rasch nach allen Richtungen hin, ihre Wand bleibt dünn, die grösste Masse ihres Protoplasmas verwandelt sich in Chlorophyll; sie sind reich an Zellsaft und dienen, wie wir später sehen werden, der Assimilation, d. h. der Erzeugung neuer organischer Substanz, welche aus den Elementen der aufgenommenen Nährstoffe gewonnen wird; an anderen Stellen derselben Pflanze strecken sich die Zellen sehr in die Länge, ihr Querdurchmesser bleibt klein, sie bilden kein Chlorophyll; ein Theil derselben bleibt saftig und dient zur Fortleitung gewisser assimilirter Stoffe; andere Zellen desselben Stranges verdicken schnell ihre Wandungen in mannigfaltiger Weise, ihre Querwände werden aufgelöst, zahlreiche Zellen einer Reihe treten in offene Verbindung, bilden ein langes Rohr (Gefäss), aus welchem das Protoplasma und der Zellsaft verschwindet, sie dienen dann als luftführende Canäle für das Innere der Pflanze. In ihrer Nachbarschaft bilden sich die Holzzellen; sie sind meist faserförmig, lang gestreckt, ihre Wand stark verdickt und die Substanz derselben chemisch verändert (verholzt); sie bilden in ihrer Gesammtheit ein festes Gerüst, welches die übrigen Gewebe stützt, dem Ganzen Festigkeit und Elasticität verleiht und zur raschen Fortleitung des Wassers durch den Pflanzenkörper besonders geeignet ist. Im Gewebe der Knollen, Zwiebeln, Samen bleiben die meisten Zellen dünnwandig, sie füllen sich im Innern mit eiweissartigen Stoffen, Stärke, Fett, Inulin u. s. w., um dieselben später, wenn neue Organe sich bilden, als Material zum Aufbau neuer Zellen herzugeben. So könnten wir noch eine ansehnliche Reihe anderer Gewebeformen anführen, den Kork, die Samenschalen, den Steinkern der Steinfrüchte u. s. w., welche sämmtlich darin übereinstimmen, dass sie durch eine eigenthümliche Ausbildung ihrer Zellwände die nöthige Festigkeit und Stärke erlangen, um als schützende Hüllen zu dienen für die anderen noch entwickelungsfähigen Zellenmassen; bei ihnen verschwindet der Inhalt, sobald die Zellwand jene Eigenschaften angenommen hat, der Zweck also erreicht ist.

Jede der hier genannten Zellformen einer und derselben Pflanze dient also vorwiegend oder ausschliesslich nur einem Zweck; diesem entsprechend ist entweder die Zellhaut oder der Protoplasmakörper, das Chlorophyll, der Zellsaft oder die körnigen Ablagerungen desselben einseitig und vorwiegend ausgebildet. Sehr gewöhnlich verlieren diese einseitig

ausgebildeten Zellen die Fähigkeit, sich fortzupflanzen, sich durch Theilung zu vermehren; sie gehen, wenn sie ihre Function erfüllt haben, zu Grunde, oder es bleibt von ihnen nur das verholzte Gerüst, die Zellhaut, übrig. Die ganze Pflanze, deren Theile jene Zellen sind, kann als solche dabei fortbestehen; an bestimmten Stellen besitzt sie Zellen, die zu geeigneter Zeit wieder neue Zellencomplexe erzeugen, welche von Neuem geeignet sind, alle jene Functionen zeitweilig zu erfüllen.

§ 3. Entstehung der Zellen[1]. Die Entstehung einer neuen Zelle beginnt immer mit der Neugestaltung eines Protoplasmakörpers um ein neues Bildungscentrum: das Material dazu wird immer von schon vorhandenem Protoplasma geliefert; der neu constituirte Protoplasmakörper umkleidet sich eher oder später mit einer Zellhaut. Diess sind die einzigen, allen Neubildungen von Zellen gemeinsamen Vorgänge. — Eine mehr in's Einzelne gehende Darlegung erfordert sofort die Unterscheidung verschiedener Fälle, wenn man nicht zu unrichtigen Verallgemeinerungen geführt werden will, da sich bei der Neubildung von Zellen eine grosse Mannigfaltigkeit geltend macht.

Mir scheint es zweckmässig und naturgemäss, drei Haupttypen zu unterscheiden: 1) die Erneuerung oder Verjüngung einer Zelle, d. h. die Bildung einer neuen Zelle aus dem gesammten Protoplasma einer schon vorhandenen Zelle, 2) die Conjugation oder die Verschmelzung von zwei (oder mehr) Protoplasmakörpern zur Bildung einer Zelle, 3) die Vermehrung einer Zelle durch Erzeugung von zwei oder mehr Protoplasmakörpern aus einem. Jeder dieser Typen zeigt mannigfaltige Abänderungen und Uebergänge zu den anderen. Ganz besonders bei der Vermehrung der Zellen tritt eine grosse Mannigfaltigkait hervor; es sind hier zunächst zwei Fälle zu unterscheiden, je nachdem zur Bildung der neuen Zellen nur ein Theil des Protoplasmas der Mutterzelle verwendet wird (freie Zellbildung) oder die Gesammtmasse desselben in die Tochterzellen übergeht (Theilung). Der letzte, bei weitem häufigste Fall zeigt nun wieder Verschiedenheiten, je nachdem die sich abgrenzenden, um neue Centra sich sammelnden Protoplasmamassen sich unter Ausstossung von Wasser zusammenziehen und abrunden oder nicht, je nachdem schon während der Theilung oder erst nach ihrer Vollendung Zellhaut ausgeschieden wird, und je nach dem Auftreten von Zellsaft und Zellkernen.

Im Verlauf der Vegetation einer Pflanze kommen verschiedene Zellbildungsformen zur Anwendung. Auf der Zelltheilung beruht die Ausbildung des Vegetationskörpers. die Erzeugung des Zellgewebes: die freie Zellbildung kommt bei der Bildung der Ascosporen der Pilze und Flechten und im Embryosack der Phanerogamen vor: die Zellbildung durch Conjugation ist in ihrer typischen Form (s. unten) auf einzelne Gruppen der Algen und Pilze zum Zweck der Fortpflanzung beschränkt, die Erneuerung oder Verjüngung von Zellen findet sich bei der

---

1) H. v. Mohl: Vermischte Schriften botanischen Inhalts, Tübingen 1845, p. 67, 84, 362. — Schleiden in Müller's Archiv 1838, p. 137. — Unger, botan. Zeitg 1844, p. 489. — H. v. Mohl, botan. Zeitg. 1844, p. 273. — Nägeli, Zeitschrift f. wiss. Botanik I, 1844, p. 34, III, IV, 1846, p. 50. — A. Braun: Verjüngung in der Natur, Freiburg 1850, p. 129 ff. — Hofmeister: Vergleichende Untersuchungen über die Embryobildung der Kryptog. und Conif. Leipzig 1851. — De Bary: Untersuchungen über die Familie der Conjugaten, Leipzig 1858. — Nägeli: Pflanzenphysiologische Untersuchungen. Heft. I. — Pringsheim, Jahrb. f. wiss. Botanik. I, 1858, p. 1, 284. II, 1. — Hofmeister: Lehre von der Pflanzenzelle, Leipzig 1867.

Bildung einer Schwärmspore aus dem ganzen Inhalt einer vegetativen Zelle bei vielen Algen, analoge Erscheinungen kommen bei der geschlechtlichen Fortpflanzung der Kryptogamen vor.

Im Folgenden versuche ich nun, eine übersichtliche Darstellung der verschiedenen Zellbildungsformen nach den oben angedeuteten Principien zu geben. Die in einem Lehrbuch nöthige Kürze mag es entschuldigen, wenn die zu einer tieferen Begründung nöthigen Weitläufigkeiten wegbleiben.

A. Zellbildung durch Erneuerung oder Verjüngung einer Zelle. Ein klares Beispiel giebt uns die Bildung der Schwärmsporen von Stigeoclonium insigne (Fig. 3. § 4): der gesammte Inhalt einer vegetativen Zelle eines Fadens zieht sich zusammen, stösst einen Theil des Zellsaftwassers aus; die Anordnung des differenzirten Protoplasmakörpers wird verändert, die Chlorophyllstreifen verwischen sich; die Gesammtform des Protoplasmakörpers wird eine andere, indem er seine Zellhaut verlässt; der jetzt ovoidische vorher fast cylindrische Körper zeigt nun ein breites grünes, ein hyalines schmaleres Ende; das letztere wird nach beendigtem Schwärmen zur Basis, das grüne Ende wächst allein durch Spitzenwachsthum weiter, sobald sich die neue Zelle mit einer Zellhaut umkleidet hat. Die Beobachtungen Pringsheim's an Oedogonium zeigen, dass die Wachsthumsrichtung der verjüngten Zelle senkrecht steht auf ihrer ursprünglichen Wachsthumsrichtung vor der Verjüngung, denn das hyaline, später sich anheftende sog. Wurzelende der Schwärmspore bildet sich (Fig. 4. *A, E*) an der Seite, nicht am oberen oder unteren Ende des Protoplasmakörpers. Es findet also eine wesentlich andere räumliche Orientirung des ganzen Protoplasmakörpers der Zelle statt, der frühere Querschnitt der Zelle wird jetzt zum Längsschnitt derselben und der daraus hervorgehenden Pflanze. Das Material bleibt, so weit ersichtlich, dasselbe, es findet aber eine neue Anordnung desselben statt; diess ist morphologisch entscheidend, und im Wesentlichen beruht jede Neubildung von Zellen nur auf einer neuen Anordnung bereits vorhandenen Protoplasmas; daher darf und muss die Verjüngung einer Zelle morphologisch als Neubildung einer solchen betrachtet werden.

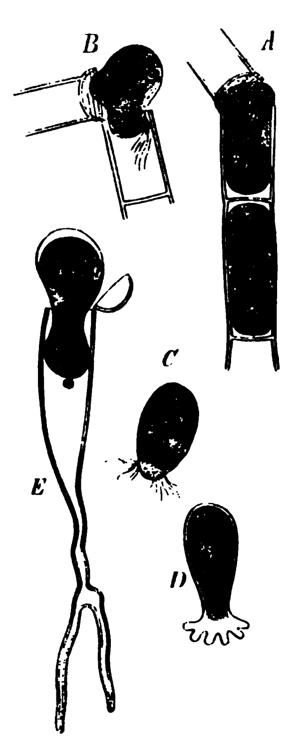
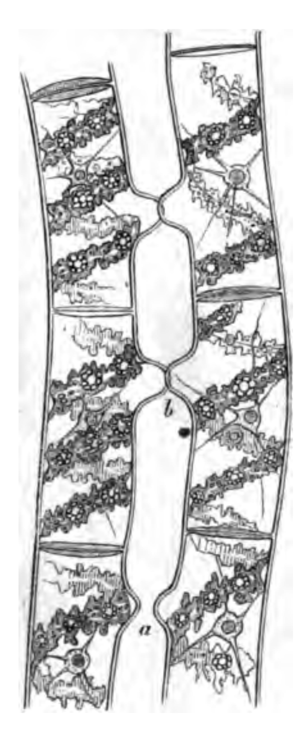


Fig. 4. *A, B* Austritt der Schwärmsporen eines Oedogonium, *C* eine solche frei, in Bewegung, *D* dieselbe, nachdem sie sich festgesetzt und die Haftscheibe gebildet hat; *E* Austritt des gesammten Protoplasmas einer Keimpflanze von Oedogonium in Form einer Schwärmspore (350). Nach Pringsheim: Jahrb. f. wiss. Bot. I. Taf. 1.

B. Zellbildung durch Conjugation. Die Protoplasmakörper zweier oder mehrerer Zellen verschmelzen zur Bildung eines gemeinschaftlichen Protoplasmakörpers, der sich mit einer Zellhaut umgiebt und eine mit anderen Eigenschaften begabte Zelle darstellt. — Zur Erläuterung dieses Vorgangs, der zahlreiche Variationen zulässt, betrachten wir die Conjugation einer unserer gemeinsten Fadenalgen, der Spirogyra longata (Fig. 5 u. 6). Jeder Faden (Fig. 5) besteht aus einer Reihe unter sich gleichartiger, cylindrischer Zellen, deren jede einen Protoplasmaschlauch enthält; dieser umschliesst eine verhältnissmässig grosse Menge von Zellsaft, in dessen Mitte ein Zellkern schwebt, der von einem kleinen Protoplasmaklumpen umhüllt und durch Protoplasmafäden an den Sack angeheftet ist; in letzterem liegt ein Chlorophyllband, welches schraubenförmig gewunden ist und an bestimmten Stellen Stärkekörner enthält. — Die Conjugation findet in diesem Falle immer zwischen den gegenüberliegenden Zellen zweier Fäden statt, welche sich mehr oder weniger parallel neben einander

gelegt haben, sie wird vorbereitet dadurch, dass die Zellen seitliche Ausstülpungen wie in Fig. 5 bei *a* treiben; diese wachsen so lange fort, bis sie auf einander treffen (*b*). Darauf contrahirt sich der Protoplasmaschlauch jeder betheiligten Zelle; er löst sich scharf ab von der ihn umgebenden Zellhaut, rundet sich ellipsoidisch ab und zieht sich unter Ausstossung des Zellsaftwassers immer mehr zusammen. Diess geschieht gleichzeitig in den beiden copulirenden Zellen. Nun öffnet sich die Zellwand zwischen den beiden Ausstülpungen (Fig. 6. *a*), und einer der beiden ellipsoidischen Protoplasmakörper drängt sich in den so entstandenen Verbindungscanal, er gleitet langsam hinüber in den anderen Zellraum; sowie er den dort liegenden Protoplasmakörper berührt, verschmilzt er mit ihm (Fig. 6. *a*); nach



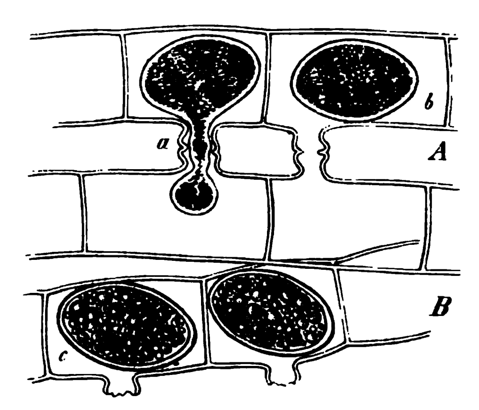


Fig. 5 und 6. Spirogyra longata; Fig. 5. Einige Zellen zweier zur Copulation sich vorbereitender Fäden; sie zeigen die schraubenförmig gewundenen Chlorophyllbänder, in denen an verschiedenen Stellen kranzartige Anordnungen von Stärkekörnern liegen, ausserdem sind kleine Oeltröpfchen in ihnen vertheilt (vergl. § 6); so verhält sich das Chlorophyll nach Einwirkung starken Sonnenscheins; man sieht ausserdem die Zellkerne in den Zellen, deren jeder von Protoplasma umgeben ist, von welchem Stromfäden zur Zellwand hin- und hergehen; *a* und *b* die Aufstülpungen zur Vorbereitung der Conjugation. — Fig. 6. *A* in Conjugation begriffene Zellen; bei *a* schlüpft der Protoplasmakörper der einen Zelle soeben hinüber in die andere Zelle; bei *b* ist dieses geschehen; das Chlorophyllband sammt Stärkekörnern noch theilweise zu erkennen. *B* die jungen Zygosporen mit Haut umkleidet; der Protoplasmakörper enthält zahlreiche Oeltropfen. (550).

vollendeter Vereinigung (Fig. 6. *b*) ist der vereinigte Körper wieder ellipsoidisch und kaum grösser als einer der beiden, die ihn zusammensetzen, offenbar hat während der Vereinigung noch eine Contraction unter Ausstossung von Wasser stattgefunden. Die Verschmelzung macht den Eindruck, als ob zwei Flüssigkeitstropfen sich vereinigten; das Protoplasma ist aber niemals eine Flüssigkeit, und abgesehen von anderen Umständen zeigt eine Thatsache, dass hier ganz besondere Kräfte, die jeder Flüssigkeit fehlen, thätig sind; das schraubenförmige Chlorophyllband nämlich bleibt bei der Contraction jedes der beiden conjugirenden Protoplasmakörper erhalten, nur wird es eng zusammengezogen; während der Vereinigung nun legen sich die Enden der beiden Chlorophyllbänder so an einander, dass sie jetzt ein Band bilden. — Der conjugirte Protoplasmakörper umkleidet sich mit einer Zellhaut und bildet eine sog. Zygospore, welche nach mehrmonatlicher Ruhe keimt und einen neuen Zellenfaden erzeugt. Mit mehr oder minder grossen Abweichungen von diesem Schema erfolgt nun die Conjugation bei einer artenreichen Algengruppe, bei den Conjugaten, denen die Diatomeen zuzuzählen sind, und bei manchen Pilzen. Bei letzteren treten schon erheblichere Abweichungen auf (Syzygites, Mucor stolonifer). — Bei Spirogyra nitida kommt es (nach De Bary: Conjugaten p. 6) auch vor, dass eine Zelle sich mit zwei anderen copulirt

und ihre Protoplasmamassen in sich aufnimmt, dann entsteht also eine Zygospore aus drei Zellinhalten. — Bei den Myxomyceten verschmelzen die eigenthümlich beweglichen Schwärmsporen (Myxoamöben) nach und nach in grosser Zahl und bilden endlich grosse, bewegliche, hautlose Protoplasmakörper, die Plasmodien, die sich erst später in zahlreiche Zellen umwandeln.

In den bisher behandelten Fällen sind die sich vereinigenden Protoplasmakörper gleich gross; der Befruchtungsprocess vieler Kryptogamen weicht nur dadurch ab, dass die beiden verschmelzenden Protoplasmakörper sehr ungleiche Grösse und sonst verschiedene Eigenschaften haben. Wir werden im II. Buch bei der Fortpflanzung der Kryptogamen ausführlich darüber handeln; hier sei vorläufig nur bemerkt, dass die männlichen, beweglichen Befruchtungskörper (Spermatozoiden) der Kryptogamen nackte Protoplasmagebilde sind, denen man den Werth einer Primordialzelle zuerkennt; im weiblichen Organ dieser Pflanzen findet sich eine Zelle, die sich nach aussen öffnet; sie enthält einen Protoplasmakörper, der durch die Spermatozoiden befruchtet wird. In sicher beobachteten Fällen (Oedogonium, Vaucheria) verschmelzen diese mit jenem, worauf erst die Neubildung einer Zelle erfolgt. Hier, wie bei der Conjugation der Conjugaten und mancher Pilze ist die so durch Verschmelzung entstandene Zelle immer eine Fortpflanzungszelle, mit ihr beginnt die Bildung eines neuen Pflanzenindividuums. Bei der Befruchtung ist einer der beiden Körper sichtlich sehr verschieden vom anderen, man darf annehmen, dass auch bei der Conjugation eine, wenn auch versteckte Differenz der verschmelzenden Zellen besteht.

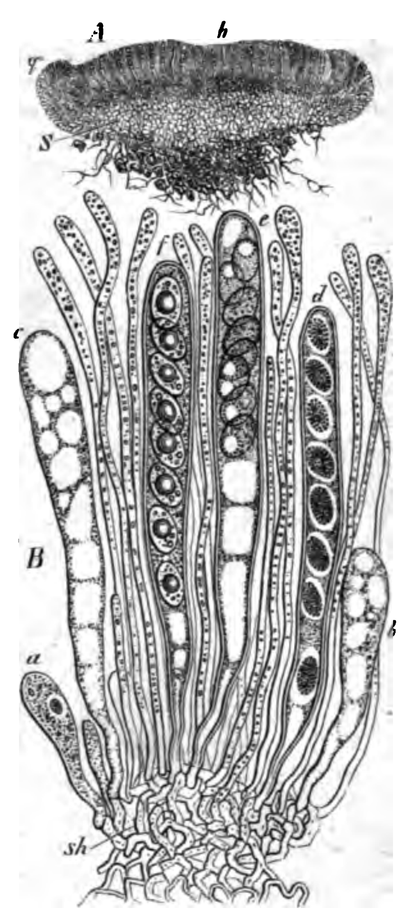


Fig. 7. Peziza convexula; *A* senkrechter Durchschnitt der ganzen Pflanze, etwa 20mal vergröss.; *h* Hymenium, d. h. die Schicht, in welcher die sporenbildenden Schläuche liegen: *s* der Gewebekörper des Pilzes, der am Rande *q* das Hymenium napfartig umhüllt; an der Basis treten aus dem Gewebe *s* feine Fäden hervor, die zwischen Erdkörnchen hinwachsen. — *B* ein kleiner Theil des Hymeniums nach 550maliger Vergr.: *sh* subhymeniale Schicht dicht verflochtener Zellenfäden (Hyphen); *a*—*f* sporenbildende Schläuche, dazwischen dünnere Schläuche, die Paraphysen, in denen rothe Körnchen liegen.

C. Freie Zellbildung. In dem Protoplasmakörper einer Zelle treten neue Bildungsmittelpunkte auf, um jeden derselben sammelt sich ein Theil des Protoplasmas und bildet eine Zelle; ein anderer Theil des letzteren bleibt übrig und stellt den noch verbleibenden Protoplasmakörper der Mutterzelle dar, die hier noch mehr oder minder lange Zeit fortlebt. — Die neuen Bildungsmittelpunkte können durch vorausgehendes Erscheinen von Zellkernen angedeutet werden oder nicht. — Gewöhnlich ist die Zahl der so entstehenden Tochterzellen eine ziemlich grosse. Ich wähle als Beispiel zunächst die Sporenbildung eines kleinen Ascomyceten, einer Peziza[1] (Fig. 7). Die schlauchförmigen Mutterzellen der Sporen sind anfangs

[1] Sie ist um Bonn häufig auf Erde zwischen Phascum an Waldwegen, im März. Der Becher ist 1—2 Mill. breit, ziegelroth, sitzend mit wenig vorspringendem Rand; nach Rabenhorst: Deutschlands Kryptogamenflora 1844, p. 368, könnte es P. convexula sein.

bei *a* dicht mit Protoplasma erfullt und enthalten je einen kleinen Zellkern. Dieser verschwindet, d. h. seine Substanz vertheilt sich in der des Protoplasmas, dieses wird später schaumig, es treten rundliche Safttropfen in ihm auf (bei *b* und *c*). Die Sporenbildung wird dadurch vorbereitet, dass sich das Protoplasma im oberen Theil des Schlauches condensirt, im unteren schaumig bleibt (siehe *e* und *f*). Der Sporenbildung selbst geht in diesem Falle das Erscheinen von Zellkernen nicht voraus, auch bleiben die Sporen immer ohne einen Kern; diess ist um so lehrreicher, als bei anderen Pezizen (z. B. P. confluens nach De Bary) zunachst Kerne entstehen, um deren jeden sich ein Protoplasmaklumpen sammelt[1], der dann die Spore bildet. Die Sporen entstehen hier zu je 8 in einem Schlauch, innerhalb des oberen, dichten Protoplasmas, d. h. um 8 Puncte sammelt sich je ein Theil des letzteren zu einer ellipsoidischen Masse (*d*); jede solche Ansammlung besteht anfänglich aus grobkörnigem Protoplasma, umgeben von einem hellen Hofe; ein Quantum feinkörnigen Protoplasmas bildet gewissermassen die Grundsubstanz, in der die Sporen eingebettet sind. Später wird jede Spore schärfer begrenzt, der helle Hof verschwindet (bei *e*), ihre Substanz selbst wird feinkörniger, heller, und in einem Brennpunct ihrer Gestalt bildet sich eine Vacuole, d. h. ein durchsichtiger Tropfen Flüssigkeit. Endlich umgiebt sich jede Spore mit einer festen Haut, die Vacuole schwindet und im Centrum tritt ein grosser Tropfen eines stark lichtbrechenden Oels auf, neben zahlreichen kleineren Oeltropfen.

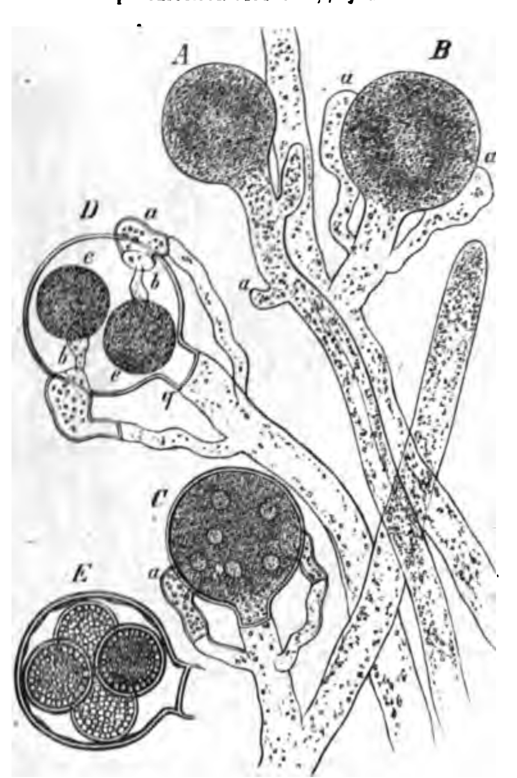


Fig. 8. Oogonien und Antheridien von Achlya lignicola (auf Holz in Wasser wachsend); Entwickelungsfolge nach den Buchstaben *A*—*F*. — *a* das Antheridium, *b* dessen in das Oogonium eindringender Schlauch (550). Vergl. den Text.

D. Entstehung der Zellen durch Theilung der Mutterzelle. In dem Protoplasma einer Zelle treten neue Bildungsmittelpuncte auf, um jeden derselben sammelt sich ein Theil des Protoplasmas der Mutterzelle, um eine neue Zelle zu bilden: hierbei wird das ganze Protoplasma der Mutterzelle vollständig verbraucht, von dieser bleibt nur die Zellhaut übrig, wenn sie eine solche besitzt, was nicht immer der Fall ist. Besitzt die Mutterzelle einen Zellkern, so löst sich dieser entweder im Protoplasma auf[2], und es treten ebensoviel neue Zellkerne auf[3], als Tochterzellen entstehen; oder der Kern der Mutterzelle theilt sich in zwei Kerne, während sich das gesammte Protoplasma in zwei Portionen sondert (das Letzte nach Hanstein, s. unten).

1) Im Embryosack der Phanerogamen bilden sich neue Kerne im Protoplasma, um diese je eine Zelle (vergl. II. Buch, Coniferen, Monocotylen, Dicotylen).

2) Ausnahme bei der Sporenbildung von Anthoceros, wo der Zellkern der Mutterzelle sich nicht lost, bevor 4 neue Kerne gebildet sind.

3) Bei Spirogyra, Mugeotia, Craterospermum treten die neuen Kerne erst während der fortschreitenden Theilung des Protoplasmas auf (De Bary: die Familie der Conjugaten, Leipzig 1858). Bei der Entstehung der Spaltöffnungen von Hyacinthus orientalis konnte ich vor, wäh-

Erster Fall. Zelltheilung mit Contraction und Abrundung der Tochterzellen.

a. Zellhaut wird erst nach vollendeter Theilung von den bereits isolirten Tochterzellen ausgeschieden. Ein Beispiel liefert die Bildung der Oosporen von Achlya (Fig. 8). Am Ende einer schlauchförmigen Zelle oder eines Zweiges derselben sammelt sich das Protoplasma, das Schlauchende selbst schwillt kugelig an (*A*, *B*) und wird durch eine Querwand (*C*) zur selbstständigen Zelle (dem Oogonium). In dem Protoplasma treten zuweilen zellkernartige Gebilde auf (wie in *C*), gewöhnlich aber nicht. Der ganze Protoplasmakörper zerfällt darauf in 2, 3, 4 oder mehr Theile, die sich sehr schnell vollkommen sphärisch abrunden (bei zahlreichen Beobachtungen habe ich niemals eine Mittelform zwischen *C* und *D* gesehen). Die so gebildeten Theile (*e*, *e* in *D*) ziehen sich während ihrer Absonderung sehr stark zusammen, d. h. ihr Protoplasma verdichtet sich unter Ausstossung von Wasser; erst nachdem sie durch Antheridienschläuche (*a*, *b* in *D*) befruchtet worden sind, umhüllen sie sich mit einer Zellhaut.

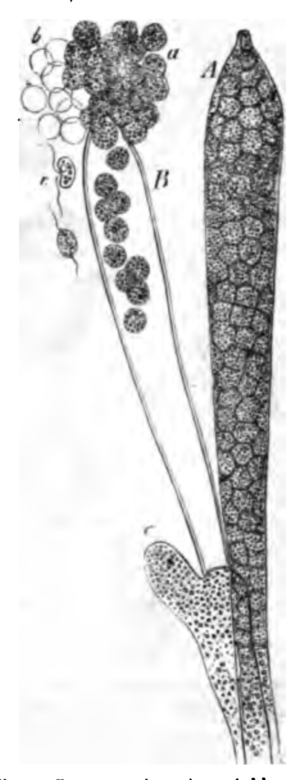


Fig. 9. Zoosporangien einer Achlya (550): *A* noch geschlossen, *B* die Zoosporen entlassend, unter ihm eine seitliche Sprossung *e*; *a* die eben ausgetretenen Zoosporen, *b* zurückgelassene Häute der bereits ausgeschwärmten, *c* schwärmende Zoosporen.

Diese Form der Zelltheilung hat in ihrem ganzen Verlauf offenbar eine grosse Aehnlichkeit mit der freien Zellbildung, sie unterscheidet sich eben nur durch den Umstand von ihr, dass hier das ganze Protoplasma sich um mehrere Mittelpuncte sammelt. Würde, was wohl auch vorkommt, der ganze Protoplasmakörper sich zusammenziehend nur eine Kugel bilden, so hätte man einen der »Erneuerung oder Verjüngung« analogen Fall. Würden sich die Kugeln schon während ihrer Trennung mit reichlich ausgeschiedenem Zellstoff umhüllen, so würde der Vorgang eine grosse Aehnlichkeit mit der Pollenbildung vieler Dicotylen (s. unten) gewinnen.

Uebrigens kommt (Fig. 9) bei derselben Pflanze eine Variation dieses Theilungsvorganges vor, wenn sie ihre Schwärmsporen bildet; hier zerfällt das Protoplama im keulig angeschwollenen Ende eines Schlauches in sehr zahlreiche kleine Portionen (*A*), die erst nach ihrem Austritt aus dem Sporangium (*B*) sich völlig abrunden (*a*) und mit einer dünnen Haut umgeben, welche sie kurz darauf verlassen (*b*), um sich schwärmend zu entfernen (*c*).

Die Sporenbildung der Moose, Gefässkryptogamen und die Pollenbildung der Phanerogamen findet überall durch Theilung der Mutterzellen in 4 Theile statt, entweder durch wiederholte Zweitheilung oder simultan. Das ist der gemeinsame Charakter dieser auch sonst morphologisch verwandten Bildungen. Bezüglich der Einzelheiten des Theilungsvorgangs treten aber mancherlei Abweichungen hervor: bei den Laubmoosen, z. B. Funaria hygrometrica vergl. II. Buch, erfolgt die Sporenbildung in der Mutterzelle wesentlich nach dem Schema, welches wir hier betrachten: der Protoplasmakörper der Mutterzelle zerfällt in vier sich rasch abrundende, sich contrahirende Klumpen, die erst nach völliger Trennung sich mit Zellhaut umgeben; dann liegen also 4 kleine Zellen in der Haut der Mutterzelle eingeschachtelt, ähnlich wie die Oosporen der Achlya im Oosporangium, die Mutterzelle wird in diesem Falle aber bald aufgelöst.

...und unmittelbar nach der Theilung der Mutterzelle auf keine Weise einen Zellkern sichtbar machen, er erscheint in jeder Schliesszelle erst geraume Zeit nach der Theilung.

Nach demselben Typus bilden sich auch die Sporen der Equisetaceen, nur liegen die neuerzeugten 4 Schwesterzellen (bei E. limosum) hier nicht in einer Zellhautblase, da die Mutterzelle überhaupt keine Zellhaut vor der Theilung bildet. Wir betrachten diesen Fall noch etwas näher, da er uns das Verhalten des Zellkernes bei der Theilung klar vorführt, und da auch die übrigen Verhältnisse hier ungemein deutlich sind. — Zu einer gewissen Zeit schwimmen die Sporenmutterzellen in der die Höhlung des Sporangiums erfüllenden Flüssigkeit; sie bilden ihrer Entstehung entsprechend Gruppen von 4 oder 2 Schwesterzellen (*a* und *b*). Jede Mutterzelle besteht anfangs aus einem grossen kugeligen Kern (sammt Kernkörperchen), umgeben von feinkörnig trübem Protoplasma, welches aussen scharf begrenzt, aber ohne Zellhaut ist. Verdünnte alkoholische Iodlösung und andere contrahirende Mittel zeigen diess aufs Bestimmteste; bei der Zusammenziehung des Protoplasmakörpers der Mutterzelle in allen Zuständen der Theilung wird keine noch so feine Zellhaut sichtbar. — Die erste Vorbereitung zur Theilung der Mutterzelle zeigt sich in der Aufhellung des Protoplasmas (*b*) unter Ansammlung einer Gruppe von grünlich gelben Körnchen auf der Seite des Kerns, die der Schwesterzelle zunächst liegt; darauf verschwindet der Zellkern und die genannten Körnchen ordnen sich zu einer Scheibe, welche durch den Mittelpunct der sphärisch abgerundeten Mutterzelle gelegt ist (*c*), hierbei wird das Protoplasma völlig körnchenfrei, durchsichtig wie ein Oeltropfen; bald aber tritt rechts und links von der Körnerscheibe wieder eine Trübung ein (*d*); feine Körnchen entstehen an beiden Polen der Mutterzelle und verbreiten sich immer mehr, bis endlich rechts und links nur noch ein heller ellipsoidischer Raum frei bleibt (*e*); diese körnchenfreien Stellen sind zwei Zellkerne; die Körnerplatte beginnt sich zu verschieben; die beiden grossen ellipsoidischen Kerne verschwinden wieder, und statt ihrer treten, nach den Ecken eines Tetraeders geordnet, vier kleinere auf (*f*), deren jeder auf der den Nachbarn zugekehrten Seite von einem Theil der grünlichgelben Körnchen umgeben ist, die vorher die Körnerplatte bildeten. Der optische Durchschnitt zeigt bald Linien, welche die innen beginnende Trennung der vier Protoplasmaportionen andeuten (*f*); diese schreitet nach aussen vor, während die Tochterzellen sich kugelig abrunden und in ihren Kernen je ein Kernkörperchen entsteht. Endlich sind die jungen Sporen völlig isolirt (*i*), sie adhäriren nur noch an einander. — Hier wie in sehr vielen anderen Fällen der Tetradenbildung wird diese durch eine wenigstens angedeutete Zweitheilung (*e*) vorbereitet, die Mutterzelle schreitet aber, noch bevor diese erste Theilung sich vollendet, zur Viertheilung. — Die soeben getrennten jungen Sporen sind noch nackt, sie umhüllen sich aber bald mit einer Zellhaut, deren besondere Entwickelungsgeschichte wir am geeigneten Ort betrachten werden (II. Buch: Equiseten).

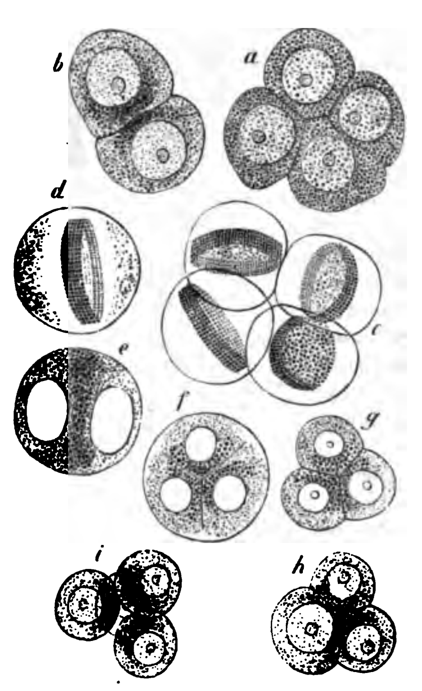


Fig. 10. Sporenbildung von Equisetum limosum nach 550facher Vergr.; *a* Gruppe von 4, *b* von 2 Mutterzellen; *c* und *d* Mutterzellen in Vorbereitung zur Zweitheilung, *e* eine mit 2 Kernen; *f*, *g* *i* Theilung in 4 Sporen; *h* abnorme Bildung dreier Sporen aus einer Mutterzelle.

b) Die sich contrahirenden Tochterzellen scheiden schon während ihrer Trennung Zellstoff aus; da hier die Mutterzelle schon mit Zellstoff umkleidet ist, so macht der Vorgang oft den Eindruck, als ob die Zellhaut der Mutterzelle an bestimm-

ten Stellen leistenförmig nach innen wachsend, den Protoplasmakörper einschnürte und ihn endlich zertheilte.

Die klarsten Beispiele für diesen Fall finden sich bei der Pollenbildung vieler Dicotylen. Fig. 11 zeigt diesen Vorgang bei Tropaeolum minus. Bei *a* und *b* sind in dem Protoplasma der an 2 Seiten besonders stark verdickten Mutterzelle bereits 4 Kerne aufgetreten, nach den Ecken eines Tetraeders geordnet (diese Anordnung ist häufig, jedoch nicht ausnahmslos), das Protoplasma macht an frischen Exemplaren den Eindruck, als ob es schon in 4 rundliche Klumpen getheilt war; durch Contraction in alkoholischer Iodlösung (*f*, *g*, *h*, *k*) erkennt man aber, dass diese noch zusammenhängen, und dass die Zellhaut in die Einkerbungen in Form scharfkantiger Leisten hineinragt. Die von aussen nach innen fortschreitende Theilung der sich zugleich contrahirenden und abrundenden Protoplasmamassen wird noch deutlicher, wenn man sie durch Druck (*b'*, *f'*) oder durch Auflösung der Zellhaut in Schwefelsäure befreit; sie erscheinen dann als vierlappige Körper. Die Trennung schreitet endlich so weit fort, dass die 4 Lappen aus einander fallen, da aber die Zellhautbildung gleichzeitig fortschreitet, so liegen diese nun, jeder in einer von Zellhaut umschlossenen Kammer (*c*). Später bildet nun jeder Protoplasmakörper junges Pollenkorn, eine neue Haut um sich, die gemeinsame dicke Zellhaut wird aufgelöst, und so werden die 4 Pollenkörner frei.

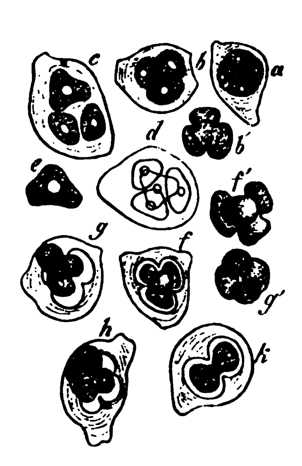


Fig. 11. Tropaeolum minus, Pollenbildung, nach 550maliger Vergr. kleiner dargestellt.

Zweiter Fall. Es tritt keine merkliche Zusammenziehung des sich theilenden Protoplasma ein[1], der Raum der Mutterzelle bleibt von den Tochterzellen völlig erfüllt, diese sind daher nicht abgerundet; die Theilzellen erscheinen wie Abschnitte der Mutterzelle.

So wie im vorigen Fall, ist auch hier zu unterscheiden, ob die Zellhaut erst nach der Theilung gebildet wird oder während dieser von aussen nach innen fortschreitet. In beiden Fällen macht hier die neu entstandene Zellhaut den Eindruck einer zwischen die Theilzellen eingeschobene Lamelle, die sich an die Mutterzellhaut ansetzt: man pflegt sie als Scheidewand zu bezeichnen, die Richtung und Lage derselben ist für die Morphologie von grosser Wichtigkeit; jederzeit steht sie senkrecht auf der Verbindungslinie der Mittelpuncte der neuen Zellen. Bei diesem Modus der Zelltheilung handelt es sich mit wenigen Ausnahmen immer um Zweitheilung der Mutterzelle[2]: es ist der ausnahmslose Vorgang bei der Gewebebildung, kommt aber auch, doch weniger ausgeprägt, bei der Sporen- und Pollenbildung vor.

a Das Protoplasma ordnet sich im Innenraum der Mutterzelle in zwei Portionen, deren Grenzfläche schon sichtbar ist, bevor die Scheidewand von Zellstoff sich bildet; diese entsteht gleichzeitig auf allen Puncten der Grenzfläche als dünnes Häut-

---

1 Hofmeister (Handbuch der physiol. Botanik I, p. 86) nimmt zwar auch hier eine Contraction des Inhalts an, wenigstens um den Platz für die Scheidewand zu gewinnen: da die Moleküle, aus denen sich diese bildet, indessen aus dem Protoplasma selbst austreten, so findet zwar eine Umlagerung statt, bei welcher die Protoplasmatheilchen ein wenig zusammenrücken, ob dieses aber auf das Schema, wie in Fig. 8 und 11, nothwendig reducirt werden muss, scheint fraglich.

2 Bei manchen Haaren (Tradescantia) tritt gleichzeitig eine Theilung in mehr als zwei in einer Reihe liegende Tochterzellen ein (A. Weiss: »Die Pflanzenhaare« in botan. Untersuch. von Karsten, p. 494).

chen; erst bei späterem Dickenwachsthum desselben zerspaltet es zuweilen in 2 Lamellen deren jede einer der Schwesterzellen gehört[1].

Sehr deutlich kann dieser Modus der Zellbildung bei der Pollenbildung mancher Monocotylen beobachtet werden. Fig. 12 zeigt den Vorgang bei Funkia ovata. In *I* hat sich der Protoplasmainhalt der Mutterzelle (nach dem Verschwinden ihres Zellkerns) bereits getheilt um 2 Kerne, welche in den Brennpuncten der ungefähr ellipsoidischen Gestalt der Mutterzelle liegen, hat sich das Protoplasma so gesammelt, dass eine helle Grenzebene die Trennung senkrecht auf der Verbindungslinie der Zellkerne anzeigt. Der nächste zu beobachtende Zustand ist immer der in Fig. *II* repräsentirte, wo eine Zellhautlamelle die Mutterzelle ganz durchschneidet, sie liegt in der schon bei *I* angedeuteten helleren Grenzebene. Die Stelle, wo Mutterzellhaut und Scheidewand zusammentreffen, verdickt sich bald stärker, die beiden Tochterzellen runden sich hier noch ab. Die beiden Zellkerne in *II* sind länglich, der Form ihrer Zellen entsprechend; sie lösen sich bald auf, (*III*) und an ihrer Stelle treten sofort 2 neue Kerne in jeder Theilzelle auf (*IV*), deren Stellung wieder den Brennpuncten der ellipsoidischen Tochterzellen entspricht. Zuweilen unterbleibt diese Vorbereitung zur Theilung in einer der beiden Zellen (*V*). Zwischen je zwei tertiären Kernen tritt nun wieder plötzlich eine Scheidewand auf (*VI*). Erst jetzt bildet sich der Zellkern jedes jungen Pollenkorns weiter aus, er wird hell und lässt nun ein Kernkörperchen erkennen. Mit der Pollenbildung der Dicotylen stimmt der weitere Vorgang insofern überein, als die gemeinsame Zellhaut sich erweicht (zuerst im Inneren [*x* bei *VII*]), endlich auflöst, während um jede Theilzelle eine neue festere Haut sich bildet.

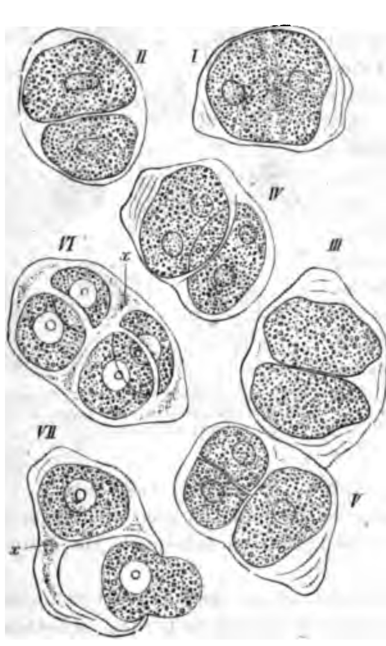


Fig. 12. Funkia ovata. Pollenbildung nach 550-mal. Vergr. (S. d. Text.) Bei *VII* ist die eine Tochterzellhaut durch Einsaugung von Wasser geplatzt, der Protoplasmakörper derselben drängt sich durch den Riss heraus und bleibt vor diesem, sphärisch abgerundet, liegen.

In diesem Fall gelang es mir nicht, die beiden Hälften des Protoplasmakörpers (*I*) durch Contraction zu trennen[2]; bei der Pollenbildung von Canna aber gelingt diess, selbst dann noch, wenn die zweite Theilung schon eingetreten ist; man sieht dann 4 Protoplasmaklumpen völlig getrennt; sie sind nicht gerundet, sondern so geformt als ob man durch zwei Schnitte den Körper der Mutterzelle getheilt hätte; die Scheidewände erscheinen dann plötzlich zwischen diesen Primordialzellen. — Aehnlich wie hier gelingt es auch zuweilen, bei der Bildung von Gewebezellen die beiden Tochterzellen durch contrahirende Reagentien völlig zu trennen, bevor eine Scheidewand zwischen ihnen auftritt so bei den ersten Theilungen des jungen Antheridiums der Characeen Fig. 13 *B*. — Gewöhnlich aber, besonders bei der Gewebebildung höherer Pflanzen, erfolgt die Bildung

1) Es ist vorläufig zu bemerken, dass bei Gewebezellen die Trennungswand zweier Zellen eine beiden gemeinsame Lamelle ist, deren Wachsthum und innere Differenzirung beiderseits gewöhnlich gleichartig verläuft (vergl. § 4 unter b und Gewebebildung).

2) Der feste Zusammenhang der beiden Tochterzellen vor der Bildung der Scheidewand kommt auch anderwärts vor, z. B. bei Oedogonium (s. Hofmeister l. c. p. 84 und 162). Die vorläufige Andeutung der Scheidewand durch Auftreten einer Körnerplatte in der Grenzfläche ist nicht allgemein, wie die Pollenbildung von Funkia und die Sporenbildung von Funaria zeigt (vergl. Hofm. l. c. Fig. 20).

der Scheidewand nach dem Auftreten zweier Kerne so rapid, dass es selten gelingt, den Moment zur Anschauung zu bringen, wo die Theilzellen bereits gesondert, aber noch nicht durch eine Scheidewand getrennt sind. Bei der Untersuchung der Vegetationspuncte von Wurzeln und Stengeln sieht man mit einem Blick Hunderte von Zellen, die sämmtlich in Theilung begriffen sind; dennoch gelang es selten, den fraglichen Zustand zu sehen; es zeigt diess aber zugleich, dass die Scheidewand in diesen Fällen immer gleichzeitig auf der ganzen Grenzfläche entsteht; wüchse sie von aussen nach innen, so müsste man diess bei der Leichtigkeit, womit hier alle Entwicklungsstufen zur Anschauung kommen, wirklich sehen, man müsste hin und wieder halbfertige Scheidewände auffinden. So ist es auch bei den ersten Zelltheilungen der Embryonen im Embryosack; hier sind die Verhältnisse besonders günstig, aber auch hier ist gewöhnlich das nächste Stadium, welches nach Bildung zweier Kerne (Fig. 14, *I*) zur Anschauung kommt, die Gegenwart einer vollständigen dünnen Scheidewand (II); auch gelang es mir bei Allium Cepa, einen Embryo wie Fig. *III* in Iodiodkalium so zu zerdrücken, dass man deutlich sah, die jüngeren Theilzellen seien, wenn auch scharf abgegrenzt, noch nicht durch eine Scheidewand getrennt.

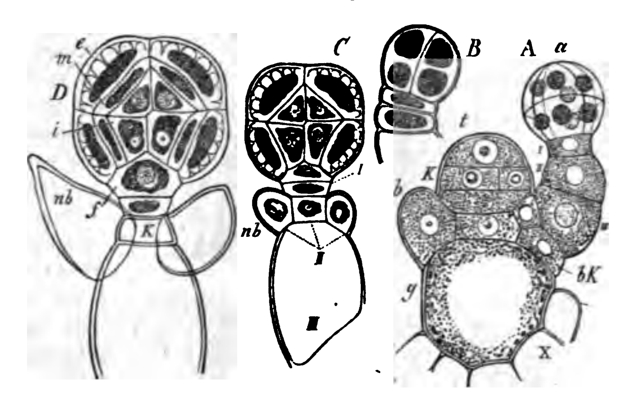


Fig. 13. Entstehung des Antheridiums von Nitella flexilis. (Vergl. II. Buch.)

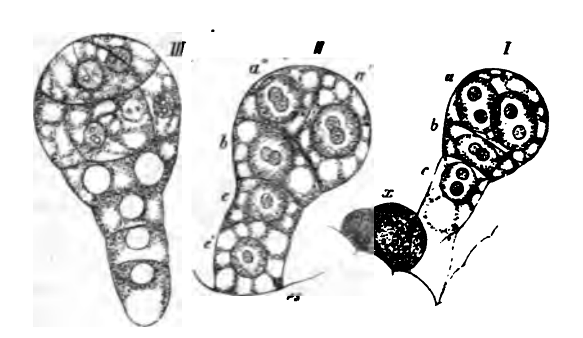


Fig. 14. Embryonen im Embryosack von Allium Cepa; die Zellen enthalten sehr grosse Zellkerne mit je zwei Kernkörperchen. Bei *I* enthält die kugelige Scheitelzelle zwei Kerne (in *a*); bei *II* hat sie sich bereits getheilt (*a* ist in *a'* und *a''* zerfallen), ebenso ist die Zelle *c* (*I*) in *c* und *c'* bei *II* zerfallen.

b Während die Theilung des Protoplasmakörpers von aussen nach innen stattfindet, wird Zellhaut gebildet, eine Zellstoffleiste dringt in die entstehende Theilungsfalte des Protoplasmakörpers ein.[1]

Ein klares und mehrfach studirtes Beispiel bieten die dickeren Formen der Gattung Spirogyra. Um hier die Theilungen zu beobachten, ist es nöthig, kräftig vegetirende Fäden nach Mitternacht in sehr verdünnten Alkohol zu legen, um sie später zu beobachten, da die Theilungen nur Nachts stattfinden. Fig. 15 zeigt eine lebende Zelle eines Fadens von Sp. longata am Tage; *B* bis *E* ihre Theilungszustände in der Nacht, die Protoplasmaschläuche der Zellen sind durch das tödtende Reagens contrahirt.

---

1 Dieser Fall war unter allen Zellbildungsvorgängen der zuerst genau beobachtete; H. v. Mohl hat ihn bei Conferva glomerata 1835 zuerst beschrieben. H. v. Mohl: vermischte Schriften bot. Inhalts. Tübingen 1845.

B und *C* zeigen bei *q* und *q'* die Einfaltung des Protoplasmaschlauches und die in diese hineinwachsende Ringleiste von Zellstoff. Indem die Einfaltung immer mehr vorrückt, thut es auch die Zellstofflamelle, endlich schliesst sich der Canal, die ringförmige Lamelle wird zur Scheibe; sie liegt jetzt zwischen den beiden neuen völlig geschlossenen Protoplasmasäcken als Scheidewand. — Zuweilen schreitet die Einfaltung des Protoplasmakörpers weit fort, ja sie vollendet sich bis zur Trennung in 2 Säcke, bevor die Zellstoffscheidewand sich zu bilden beginnt (in *D* und *E* bei *q''* und *q'''*), eine Abnormität, welche deutlich zeigt, dass nicht etwa die Zellstoffleiste den Sack einfaltet, sondern dass dieser durch einen ihm eigenen Wachsthumsvorgang sich einschnürt, und dass diess von der Zellhautbildung unabhängig geschieht. — Das Verhalten des Zellkerns, wie überhaupt die Anordnung der Protoplasmatheile während der Theilung zeigt hier manches Abweichende von anderen ähnlichen Vorgängen; nur das Eine sei hervorgehoben, dass die Bildung zweier Zellkerne und die Stellung derselben in die Mitte der neu zu bildenden Zellen hier nicht der Theilung vorausgeht, sondern mit ihr fortschreitet. Erst bei beginnender Einfaltung, die im Umkreis des centralen Zellkerns stattfindet, bemerkt man in dem centralen Protoplasmaklumpen zwei Zellkerne; diese rücken, jeder von Protoplasma umgeben, langsam aus einander, während die Einfaltung fortschreitet; so dass mit vollendeter Theilung die Kerne ungefähr die Mittelpuncte ihrer Zellen erreichen.

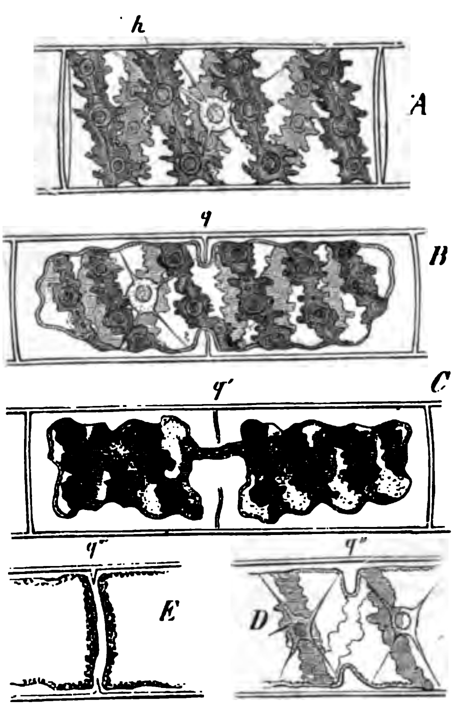


Fig. 15. Spirogyra longata (550). *A* eine Zelle im lebenden Zustand; *B*, *C* während der Theilung Nachts in verdünnten Alkohol gelegte Zellen; *D*—*E* mittlere Theile in Theilung begriffener Zellen.

In manchen Fällen treten Theilungen auf, die auf den ersten Blick ganz wesentlich von allen bisher beschriebenen abzuweichen scheinen, z. B. die sogen. Abschnürung der Basidiosporen bei den Basidiomyceten (z. B. Agaricus, Boletus); indessen zeigt ein genaueres Studium, dass solche Vorkommnisse sich doch mehr oder weniger eng einem der betrachteten Typen anschliessen; so z. B. findet man von der gewöhnlichen Theilung bis zu der sonderbaren Form derselben bei der Abschnürung der Sporen von Agaricus u. A. unter den Pilzen selbst alle möglichen Uebergänge. Wollte man freilich nicht den Theilungsvorgang selbst, sondern das Verhalten der beiden Tochterzellen zum Princip der Eintheilung machen, dann würde man noch manche andere Fälle zu betrachten haben. Ich will diess nur ganz kurz berühren. Die durch Theilung entstandenen Tochterzellen können unter sich gleich sein oder nicht; im ersten Fall können die Tochterzellen der Mutterzelle so gleichartig sein, dass sie nur senkrecht zur Theilungsrichtung zu wachsen brauchen, um ihr ganz gleich zu werden (Spirogyra); die unter sich gleichen Tochterzellen können aber sofort von der Mutterzelle sehr verschieden sein, was auf sehr verschiedene Weise möglich ist, und diese Verschiedenheit kann sich immer weiter ausbilden. Sind im anderen Falle die Tochterzellen unter sich von Anhang an ungleich, so pflegt sich diess später noch mehr auszubilden; diess trifft besonders bei der Abschnürung der Pilzsporen auf sogenannten Basidien zu: ein kleines Stück am Ende einer langen Zelle wird durch Theilung abgelöst, die Querwand spaltet sich

in zwei Lamellen, das abgegliederte Stück (die Basidiospore) fällt ab, das mit der Pflanze im Zusammenhang bleibende Stück lässt kaum eine Veränderung wahrnehmen und kann denselben Process noch öfter wiederholen. Das unter den Namen Basidie zurückbleibende Stück der Mutterzelle ist offenbar ebensogut wie die abfallende Spore jetzt eine Tochterzelle geworden, aber während die Spore der Mutterzelle sehr unähnlich ist, bleibt die andere Tochterzelle, das Basidium, jener sehr ähnlich; man wird daher zu dem verzeihlichen, aber an sich unrichtigen Ausdruck verleitet, das Basidium bilde nach und nach mehrere Sporen; eigentlich aber ist die Abschnürung jeder Spore eine Zweitheilung, das Basidium ist jedesmal Tochterzelle, wie die Spore (vergl. II. Buch, Pilze). Ebenso ist die Scheitelzelle am Ende eines fortwachsenden Stammes die Schwesterzelle ihres zuletzt entstandenen Segmentes, da sich jene aber immer wieder regenerirt, so kann man bequemer Weise sich so ausdrücken, als ob die Scheitelzelle immer dieselbe bliebe und die Segmente als ihre Erzeugnisse behandeln.

Verhalten des Kerns bei der Theilung. Wo die Zelltheilung mit Contraction und Abrundung der neu entstehenden Protoplasmaportionen verbunden ist, wie bei der Entstehung der Sporen und Pollenkörner, da ist es Regel, dass die neuen Kerne in den Mittelpunkten der künftigen Tochterzellen sichtbar werden, sei es nun, dass wie gewöhnlich der Kern der Mutterzelle vorher verschwand, oder dass er unterdessen persistirt, wie bei der Sporenbildung von Anthoceros (p. 14—16). Von diesen, einer deutlichen Beobachtung zugänglichen Fällen ausgehend, war man bisher der Meinung, dass auch bei der Zweitheilung der Gewebezellen vegetativer Theile der Kern der Mutterzelle sich in Protoplasma auflöst, und dass in diesem zwei neue Kerne in den Centren der zu bildenden Theilzellen auftreten. Schon die Zweitheilung der Spirogyrazellen (p. 18) entspricht jedoch dieser Annahme insofern nicht, als die beiden neuen Kerne erst während der Einfaltung des Protoplasmaschlauches langsam aus einander rücken; ob sie nach Auflösung des Mutterkerns sich neu bilden oder durch Theilung desselben entstehen, ist noch ungewiss. Nach neueren Untersuchungen Hanstein's[1]) geht der Zweitheilung der Markparenchymzellen der Dicotylen (z. B. Sambucus, Helianthus, Lysimachia, Polygonum, Silene) wirklich die Theilung des Mutterkerns voraus: ein den letzteren enthaltender Protoplasmaklumpen legt sich in die Mitte der Mutterzelle. Schon vor der Zelltheilung erblickt man im Kern mindestens zwei Kernkörperchen, und bald darauf theilt eine zarte Linie den Kern in zwei Hälften; »sogleich nachher oder zugleich zeigt die ganze Plasmaschicht, die ihn umgiebt, eine freie durchgehende Spaltungsfläche, in der darauf allmählich die neue Cellulosewand entsteht«. Die Kerne der beiden Schwesterzellen liegen also unmittelbar nach ihrer Entstehung an der neuen Theilungswand, doch pflegen sie diesen Ort bald zu verlassen; sehr häufig bewegen sie sich nach entgegengesetzten Richtungen an der Wand hin, bis sie an den ihrem Entstehungsort gegenüberliegenden Stellen ankommen, wo sie nun an den ältereren Querwänden zunächst in (vorübergehende) Ruhe kommen; es liegen daher, da diese Parenchymzellen sich in regelmässiger Reihenfolge zu theilen pflegen, je zwei neu entstandene Kerne verschiedenen Ursprungs beiderseits an einer älteren Querwand einander gegenüber. Ob diese Vorgänge auch im Urparenchym derselben Pflanzen stattfinden, und ob sie vielleicht bei allen Gewebepflanzen vorkommen, darüber hat sich Hanstein bisher nicht bestimmt ausgesprochen.

§ 4. Die Zellhaut[2]). Die Substanz der Zellhaut wird aus dem Protoplasma ausgeschieden; in welcher Form sie in diesem letzteren unmittelbar vor

---

1) Sitzungsber. der niederrh. Gesellsch. in Bonn, 19. Dec. 1870, p. 230.

2) H. v. Mohl: vermischte Schriften botanischen Inhalts. Tübingen 1845 (zahlreiche Abhandlungen). — Schacht: Lehrbuch der Anat. und Phys. der Gewächse. 1856. — Nägeli: Sitzungsber. der Münchener Akademie 1864. Mai und Juli. — Hofmeister: die Lehre von der Pflanzenzelle. Leipzig 1867. — Ferner zahlreiche Abhandlungen in der botan. Zeitung.

der Ausscheidung enthalten, ist noch nicht mit Gewissheit bekannt; jedenfalls tritt sie als Lösung aus, um an der Oberfläche zunächst zu einem dünnen Häutchen sich zu organisiren. Die der Zellhautbildung fähige Substanz besteht immer aus einem Gemenge von Wasser, Cellulose und unverbrennlichen Stoffen (Aschenbestandtheilen), kann aber später weitere chemische Veränderungen erfahren.

Durch fortgesetzte Ausscheidung zellhautbildender Substanz aus dem Protoplasma und Einlagerung derselben zwischen die Moleküle der bereits vorhandenen Haut wächst diese so, dass einerseits ihre Oberfläche, andererseits ihre Dicke vergrössert wird. Die Art und Weise beider Wachsthumsvorgänge ist von der specifischen Natur der Zelle, von der Aufgabe, welche dieselbe im Leben der Pflanze zu erfüllen hat, abhängig, sie variirt daher fast in's Unendliche. Gewöhnlich überwiegt anfangs das Flächenwachsthum, später das Dickenwachsthum. Weder das Flächen- noch das Dickenwachsthum sind an allen Puncten einer Zellhaut gleichartig, daher verändert jede Zelle, indem sie wächst, auch ihre Gestalt; auch erfolgt das Wachsthum einer Zellhaut nur so lange, als sie auf ihrer inneren Seite von dem Protoplasma unmittelbar berührt wird.

Die Ungleichförmigkeit des Flächenwachsthums an verschiedenen Stellen ihrer Oberfläche bewirkt, dass Zellen, welche anfangs z. B. kugelig, ovoidisch oder polyedrisch sind, später cylindrisch, conisch, schlauchartig, tafelförmig, von Wellenflächen begrenzt u. s. w. erscheinen. Die Ungleichförmigkeit des Dickenwachsthums bewirkt eine gewöhnlich sehr charakteristische Sculptur der Oberfläche. Die verdickten Stellen können nach aussen oder nach innen vorspringen. Jenes geschieht gewöhnlich an den frei liegenden Zellhautflächen, dieses an den Scheidewänden benachbarter Zellen. Die nach aussen vorspringenden Verdickungsmassen können in Form von Knoten, Buckeln, Stacheln, Leisten auftreten; viel mannigfaltiger sind die nach innen vorspringenden: nur selten treten hier zapfenartige Protuberanzen auf, viel häufiger sind ringförmige Leisten, schraubig gewundene Bänder; diese letzteren können netzartig verbunden sein, so dass polygonale dünne Zwischenräume übrig bleiben; oder die Verdickungsflächen verbreitern sich, und die dünnen Stellen erscheinen dann in der dicken Haut als Spalten, rundliche Tüpfel; ist die Haut sehr dick, so werden die letzteren zu Canälen, welche die Haut ganz oder theilweise durchsetzen; nicht selten wird die dünne Hautstelle, welche einen solchen Canal nach aussen anfangs schliesst, später aufgelöst, die Zellhaut ist dann durchlöchert; da bei gewebeartig verbundenen benachbarten Zellen die Scheidewand auf beiden Seiten gewöhnlich gleichartig sich verdickt, so treffen Tüpfel und Tüpfelcanäle beider Seiten auf einander, und wird die dazwischen liegende dünne Hautstelle aufgelöst, so entsteht ein beide Zellräume verbindender Canal (gehöfte Tüpfel, durchbrochene Querwand der Gefässzellen).

Während des Flächen- und Dickenwachsthums der Haut durch Einlagerung neuer Substanz in tangentialer und radialer Richtung, zwischen die schon vorhandenen Moleküle derselben, macht sich gewöhnlich eine feinere innere Structur bemerklich, die man als Schichtung und Streifung bezeichnet. Beide sind der Ausdruck einer verschiedenen regelmässig wechselnden Vertheilung von Wasser und fester Substanz in der Zellhaut; an jedem sichtbaren Puncte findet sich Wasser mit Zellstoff vereinigt, aber in verschiedenem quantitativen Verhältniss: es wechseln wasserärmere und wasserreichere, dichtere und minder dichte Stellen. So

lässt sich an jeder hinreichend dicken Zellhaut ein System concentrischer Schichten sichtbar machen, von denen die äusserste und innerste immer dichter ist, dazwischen wechseln wasserreiche mit wasserarmen Schichten. Die Schichtung ist auf dem Quer- und Längsschnitt der Haut sichtbar, die Streifung auch auf der Flächenansicht, und auf dieser gewöhnlich am deutlichsten; doch ist die Streifung überhaupt gewöhnlich schwieriger zu sehen als die Schichtung: sie besteht in dem Vorhandensein von abwechselnd dichteren und weicheren Lamellen der Zellhaut, welche deren Oberfläche unter irgend einem Winkel schneiden. Meist lassen sich zwei solcher Lamellensysteme, die sich gegenseitig schneiden, erkennen. Es sind also im Ganzen dreierlei Schichtungen an einer Haut vorhanden, eine concentrische und zwei senkrecht oder schief zur Oberfläche, die sich schneiden, sich gegenseitig durchsetzen, wie die Blätterdurchgänge eines nach drei Richtungen spaltbaren Krystalls (Nägeli): so wie diese Spaltbarkeit nach verschiedenen Richtungen, so ist auch bald die Schichtung, bald die Streifung nach dieser oder jener Richtung deutlicher ausgebildet.

Unabhängig von dieser inneren Structur treten chemische Metamorphosen der Zellhaut auf, welche niemals gleichförmig die ganze Masse treffen, sondern gewöhnlich die verdickte Haut in concentrische Schalen eintheilen, die unter einander chemisch und physikalisch verschieden sind. Diese chemischen Differenzirungen, die immer mit einer Veränderung der physikalischen Eigenschaften verbunden sind, zeigen eine grosse Mannigfaltigkeit, können aber zweckmässig auf drei Kategorieen zurückgeführt werden, auf die Cuticularisirung (Verkorkung), Verholzung und Verschleimung. Die erstere besteht darin, dass äussere Schichten der Zellhaut in eine dehnbare, sehr elastische, von Wasser nicht oder schwer zu durchdringende, nicht quellende Substanz verwandelt werden (äussere Zellhautschicht der Epidermis, Pollenkörner und Sporen, Kork). Die Verholzung bewirkt Steigerung der Härte der Zellhaut, Verminderung ihrer Dehnbarkeit, leichte Durchdringbarkeit für Wasser ohne bedeutende Aufquellung. Die Verschleimung endlich bewirkt, dass die Haut befähigt wird, grosse Wassermassen in sich aufzusaugen, dabei ihr Volumen entsprechend zu vergrössern und eine gallertartige Consistenz anzunehmen. In trockenem Zustand sind solche Häute hart, brüchig, oder hornartig biegsam (Zellhäute vieler Algen, sogen. Intercellularsubstanz des Endosperms von Ceratonia siliqua, Leinsamen und Quittenschleim). Von diesen Metamorphosen können verschiedene zugleich an einer Zellhaut auftreten, so dass z. B. die äusseren Schichten verholzen, die inneren verschleimen (Holzzellen der Wurzel von Phaseolus).

Ausser diesen Veränderungen der Zellhautsubstanz, welche nicht selten mit besonderen Färbungen Hand in Hand gehen, können Veränderungen ihres chemisch-physikalischen Verhaltens auch dadurch herbeigeführt werden, dass sich grössere Mengen unverbrennlicher Stoffe, besonders Kalk und Kieselsäure zwischen ihre Moleküle einschieben. Werden diese Einlagerungen hinreichend ausgiebig, so bleiben sie nach Zerstörung der organischen Grundlage der Haut als sogen. Achsenskelet zurück.

3) Das Flächenwachsthum bewirkt nicht nur die Zunahme des Zellumfangs, sondern auch, sofern es an verschiedenen Stellen des Umfangs ungleichartig ist, Gestaltveränderungen: daher können Zellen anfänglich unähnlicher Form einander durch ungleiches Wachsthum ähnlich werden, noch viel häufiger ist es aber, dass anfänglich ähnlich ge-

formte Zellen einander ganz unähnlich werden. Das ist der gewöhnliche Fall bei Organen höherer Pflanzen, Blättern, Stengeln, Wurzeln; die jüngsten Zellen si von einander kaum zu den; im ausgewachsei liegen die mannigfalti men neben einander Nur selten, wie bei d thum mancher Sporen körner, ist das Flächen so gleichartig am Umfar dass bei bedeutender zunahme die anfängl beinahe erhalten bleibt len von Cucurbita, Alll auch hier geschieht da weilig, denn die Pollenl ben später ihre Schla Sporen keimen, beides calisirtes Wachsthum i ren Hautschicht; es zei

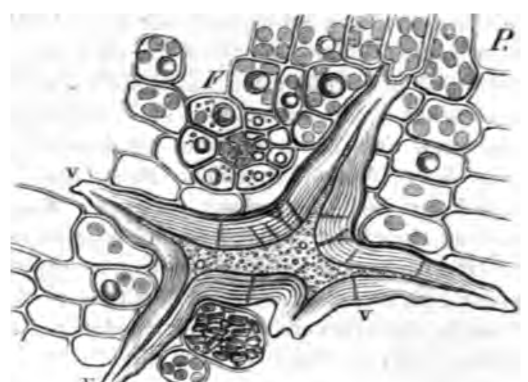


Fig. 16. Aus dem Querschnitt eines Blattes von Camellia japonica. *P* Parenchymzellen mit Chlorophyllkörnern und Oeltropfen. *F* ein sehr dünner Fibrovasalstrang, *c c* eine verzweigte, grosse dickwandige Zelle, welche ihre Arme zwischen die Parenchymzellen hineinschiebt.

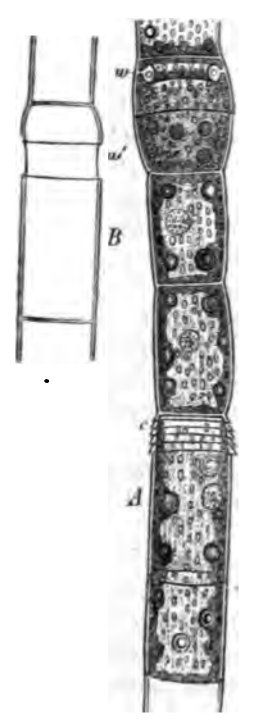


Fig. 17.

gleich, dass das Flächenwachsthum einer Zellhaut z denen Zeiten ein sehr verschiedenes sein kann, u sogar der gewöhnliche Fall. Bei der unendlichen M keit des Flächenwachsthums der Zellhäute ist es f theilung der Thatsachen bequem[1], die verschieden einige Schemata zurückzuführen und diese mit Na legen. So unterscheidet man gewöhnlich zwischen in und Spitzenwachsthum der Zellhaut. Spitzenwachst statt, wenn an irgend einem Theile des Umfanges di zunahme (durch Einschiebung neuer Zellhauttheil Maximum darbietet, während die Intensität diese von dort aus allseitig abnimmt und in bestimmter ein Minimum erreicht, so dass dieser Theil der Z Spitze hervorragt oder als gerundetes Ende einer A oder eines cylindrischen Schlauches erscheint (Haa algen). Treten an einer anfangs rundlichen Zell Puncte mit Spitzenwachsthum hervor, so kann sie s werden; bilden sich neue Wachsthumsspitzen unte wachsenden Ende eines Schlauches, so verzweig schlauchförmige Zelle (viele Fadenalgen, Pilzfäden, Bryopsis). Als eine besondere Form des Spitzenw unterscheidet Hofmeister[2] noch den Fall, wo statt ei eine Linie auf der Zellhaut sich am raschesten erl kann als Schneide- oder als Scheitellinie einer Wö vortreten. — Das intercalare Wachsthum der Zelll seinen typischen Ausdruck in dem Falle, wo die E neuer Substanz innerhalb eines in der Zellfläche lieg

1) Noch wichtiger ist natürlich eine gute Eintheilung der Wachsthumsvorgä Studium der Mechanik des Wachsthums; in dieser Richtung ist noch wenig geth müssen hier davon abstrahiren.

2) Handb. der physiol. Botanik I. p. 162.

tels so stattfindet, dass dieser sich verbreitert und nach und nach ein neues eingeschobenes Stuck der Zellhaut zum Vorschein kommt. Dem letztgenannten Falle würde sich das häufige Vorkommniss anschliessen, dass eine cubische, tafelförmige oder cylindrische Zelle an ihrer ganzen Seitenwandung wächst, wie es z. B. die Zellen der Spirogyren und die Parenchymzellen wachsender Wurzeln und Stengel von Phanerogamen thun (vgl. Fig. 4). Einen eigenthumlichen Fall des intercalaren Flächenwachsthums bieten die Oedogonien dar (Fig. 17).

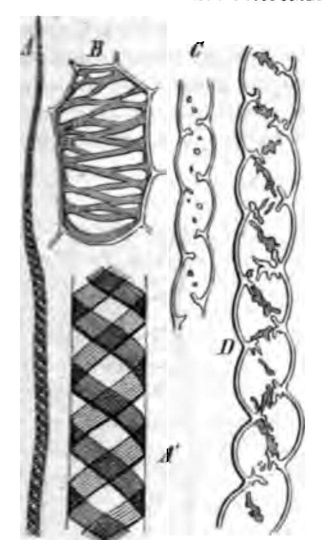


Fig. 18. Zellformen von Marchantia polymorpha (einem Lebermoos) mit nach innen vorspringenden Verdickungen: *A* eine Schleuderzelle (nur halb) aus der Sporenfrucht, mit zwei Schraubenbändern, bei *A'* ein Theil stärker vergrössert; *B* eine Parenchymzelle aus dem mittleren Theil des Thallus, mit nach innen vorspringenden netzartigen Verdickungen; *C* ein dünnes Wurzelhaar mit nach innen vorspringenden Verdickungen, diese sind auf einer schraubenlinig verlaufenden Einschnürung der Zellhaut angeordnet, bei *D*, einem dickeren Wurzelhaar, sind die Zapfen dicker und verzweigt, ihre schraubige Anordnung noch deutlicher.

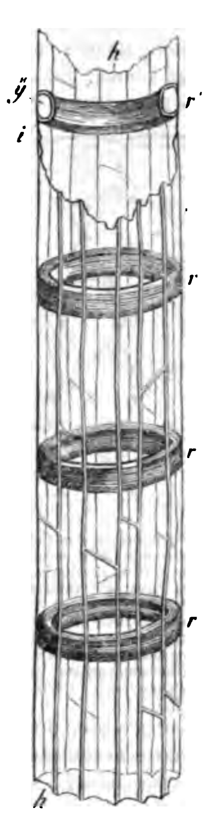
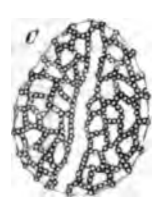


Fig. 18 bis. Stück eines Ringgefässes aus dem Fibrovasalstrang des Stammes von Zea Mais (550). *h h* die dünne Zellhaut des Gefässes, auf welcher die Grenzlinien der benachbarten Zellen deutlich zu sehen sind. — *r r* die Verdickungsringe der Gefässwand. *g* die innere Substanz eines solchen querdurchschnittenen Ringes; *i* die dichtere Schicht, welche den Ring auf seiner inneren, in's Lumen der Zelle vorragenden Seite überzieht.



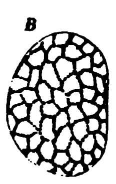


Fig. 19. *B* eine junge Pollenzelle von Funkia ovata; die nach aussen vorspringenden knopfartigen Verdickungen sind noch klein, bei der älteren Pollenzelle *C* grösser; sie sind nach netzartig verbundenen Linien angeordnet.

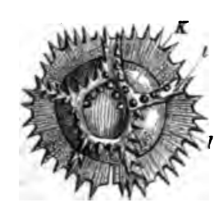


Fig. 20. Reifes Pollenkorn von Cichorium Intybus, der fast kugelige Körper der Zellhaut ist mit netzartig verbundenen Verdickungsleisten besetzt, jede derselben trägt noch stärker vorspringende Verdickungen als kammartig angeordnete Stacheln.

Unterhalb der Querwand bildet sich eine ringförmige, nach innen als Wulst vorspringende Ablagerung von Zellstoff (*w* in *A*); dort spaltet die Zellhaut, wie durch einen Kreisschnitt getrennt, in zwei Stücken, die nun aber aus einander weichend durch eine Zellhautzone *w'* in *B* verbunden bleiben, welche sich durch Ausdehnung des Wulstes *w* bildet; nach Einschiebung dieser neuen Cylinderzone erfolgt die Zelltheilung, und indem sich diess öfter wiederholt, entsteht das durch *A* bei *c* repräsentirte Verhalten (die sogen. Kappenbildung[1]).

---

1) Ausführlicheres über diese ziemlich verwickelten Vorgänge siehe bei Pringsheim, Jahrb. f. wiss. Bot. I, Hofmeister, Handb. der phys. Bot. I. p. 154 und Nägeli u. Schwendener, Mikroskop II. p. 549.

b) Das Dickenwachsthum einer Zellhaut ist gewöhnlich streng localisirt, so dass die dickeren Theile meist als sehr schroffe Vorsprünge den dünneren Zellhautstellen aufgesetzt erscheinen; entweder auf der Aussenseite oder der Innenseite. Der Gesammteindruck, den die Skulptur gewährt, hängt dann vorzugsweise davon ab, ob die Flächenausdehnung der verdickten oder der verdünnten Stellen die kleinere ist. Findet die Verdickung vorzugsweise an einigen Puncten lebhaft statt, so erfolgt die Bildung nach aussen (Fig. 19) oder nach innen (Fig. 18 *C, D*) vorspringender Warzen, Zapfen oder Stacheln; tritt die Verdickung an linienförmigen oder bandartigen Stellen der Zellhaut lebhafter auf, so bilden sich vorspringende Wülste, Leisten, Bänder, Kämme auf der inneren oder äusseren Seite. Diese leistenförmigen Vorsprünge können auf der inneren oder äusseren Seite netzartige Figuren (Fig. 18 *B*, Fig. 20 *l*) oder Ringe, Schraubenbänder bilden, was zumal bei den

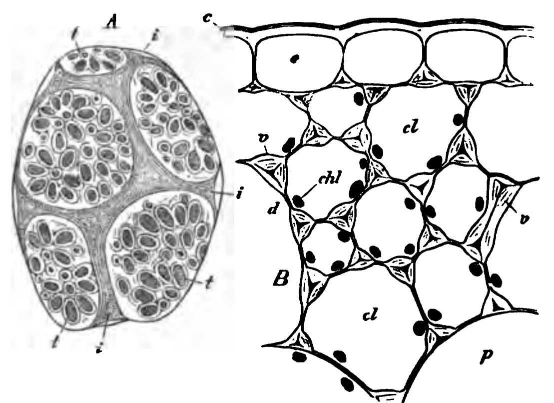


Fig. 21. *A* eine durch Mazeration isolirte Parenchymzelle des Cotyledons von Phaseolus multiflorus; *i i* die Stellen der Haut, wo dieselbe an Intercellularräume angrenzt, *t t* die mit einfachen zahlreichen Tüpfeln besetzte, nicht stark verdickte Haut; die dünnsten Stellen der Tüpfel sind dunkel schraffirt. *B* Epidermis *e* und Collenchym *cl* des Blattstiels einer Begonia; die Epidermiszellen sind auf der äusseren Wand gleichmässig verdickt, wo sie an das Collenchym anstossen, gleich diesem an den Längskanten, wo je drei Zellen zusammentreffen, verdickt; diese Verdickungsmassen sind sehr quellbar. *chl* Chlorophyllkörner, *p* Parenchymzelle (550).

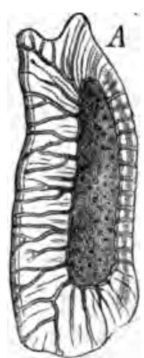


Fig. 22. Eine Zelle unter der Epidermis des unterirdischen Stammes von Pteris aquilina, durch Kochen in einer Auflösung von chlorsaurem Kali in Salpetersäure isolirt; sie ist auf der linken Seite stärker verdickt, die nicht verdickten Stellen erscheinen hier als verzweigte Canäle (550).

nach innen vorspringenden Verdickungen gewisser Gewebezellen häufig vorkommt. Sind die nach innen vorspringenden Ringe oder Schraubenbänder dick und fest, die dazwischen liegenden Zellhauttheile dünn und leicht zerstörbar, so können jene schon innerhalb der Pflanze frei werden, als isolirte Zellstoffstränge in Canälen des Gewebes liegen bleiben (Ringgefässe im Fibrovasalstrang der Equiseten, Zea Mais u. A.), die schraubenbandförmigen Verdickungen aber können als isolirte Fasern oft in bedeutender Länge hervorgezogen werden (sehr auffallende Beispiele derartiger sogenannter abrollbarer Spiralgefässe findet man in der Spindel des Blüthenstandes von Ricinus communis und in den Blättern von Agapanthus). — Erfolgt die Verdickung der Zellhaut auf ausgedehnteren Flächentheilen und bleiben nur kleinere Flächenstücke dünn, unverdickt, so erscheinen diese letzteren als »Tüpfel« von sehr verschiedenem Umriss, entweder rundlich oder spaltenartig, oder wenn die Verdickung der Haut sehr bedeutend ist, als Canäle, welche diese quer durchsetzen. Derartige Verdickungsformen pflegen auf der Innenseite der Haut vorzuspringen; die Canäle verlaufen daher von dem Lumen der Zelle nach aussen und sind hier mit einem dünnen Häutchen verschlossen[1]; wenn die Zelle ihr Protoplasma verliert, abstirbt, so wird das letztere in

---

1) Zuweilen zeigen stark verdickte Zellwände mit verzweigten Tüpfelcanälen einen sehr verwickelten Bau, z. B. in der harten Samenschale von Bertholletia; vergl. Millardet in Ann. des sc. nat. 5e série, T. VI, 5e cahier.

vielen Fällen zerstört, das Tüpfel oder der Canal also geöffnet (Sphagnum, viele Holzzellen). — Die Tüpfel erscheinen zumal bei langgestreckten Zellen gewöhnlich in schraubenlinigen Reihen angeordnet, in andern Fällen auch eigenthümlich gruppirt (Fig. 21 *A*); eine besonders auffallende Form dieser Gruppirung wird als Gitterbildung, Siebplattenbildung bezeichnet; sie findet sich bei den Siebröhren in den Fasersträngen der Gefässpflanzen vor;

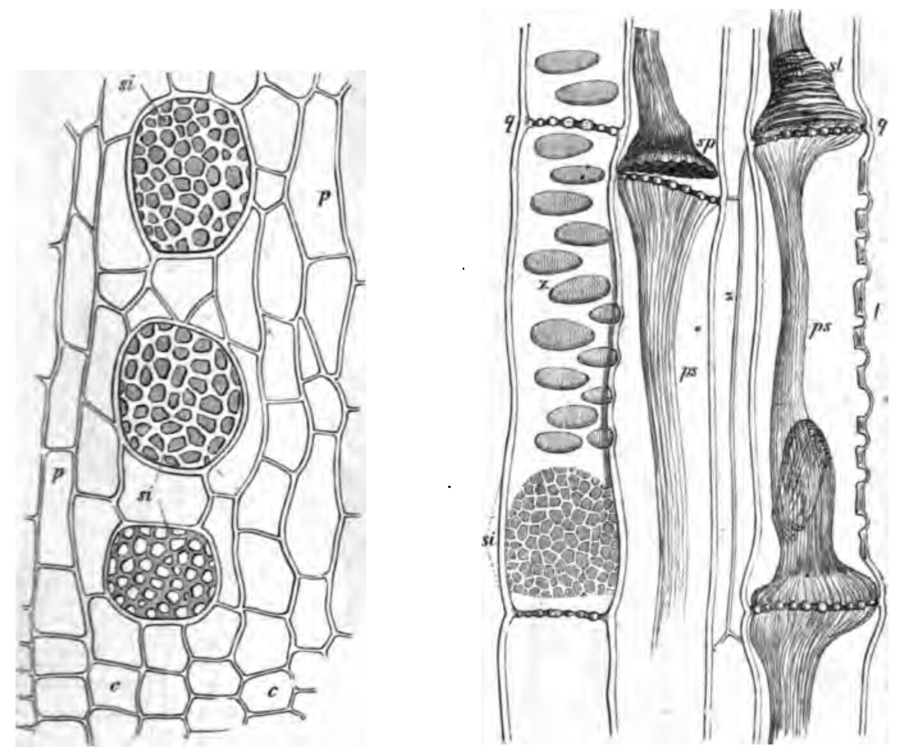


Fig. 23 und 24. Junge Siebröhren von Cucurbita Pepo (550); die Präparate wurden von Stammstücken entnommen, die seit langer Zeit in absolutem Alkohol gelegen hatten und die Herstellung ungemein deutlicher Schnitte gestatten. Die Siebplatten zeigen hier noch Nichts von dem später auftretenden complicirten Bau, wie er bei Nägeli l. c. nachzusehen ist, auch hat hier die Oeffnung der Siebporen noch nicht begonnen; sie sind, wie Fig. 24 *sp* zeigt, noch geschlossen, die Inhalte noch nicht verbunden. — Fig. 23 Querschnitt *c c* Cambium, *p* Parenchym, *si* die Querwände der Siebröhren, als Siebplatten sich entwickelnd; Fig. 24 Längsschnitt; *q* die Queransicht der siebplattenförmigen Querwände; *si* eine Siebplatte an der Seitenwand; *x* dünnere Stellen der Längswände, bei *l* im Längsschnitt gesehen; in ihnen bilden sich später zahlreiche kleine Siebporen, jetzt sind sie noch homogen; *ps* der zusammengezogene Protoplasmaschlauch, bei *sp* von der Querwand abgehoben; *s* parenchymatische Zellen zwischen den Siebröhren.

meist auf den Querwänden, doch auch auf Längswänden. Im einfachsten Fall sind die dunnen Stellen (die Tüpfel) sehr dicht gedrängt, nur durch dickere Leisten getrennt und polygonal (Fig. 23, 24 *si*); häufig erscheinen sie als scharf umschriebene Gruppen zahlreicher Puncte; der ganze Flächenraum einer solchen Gruppe kann dann selbst schon dünner sein, als die übrige Haut. In vielen Fällen wird die dünne Stelle solcher Tüpfel aufgelöst und die Protoplasmainhalte benachbarter Zellen treten durch diese engen Canäle in Communication (Fig. 88). Zuweilen wird der Bau derartiger Siebplatten (z. B. bei Cucurbita Pepo) im Alter durch weitere Verdickung und Quellung der Verdickungsmasse ein sehr eigenthümlicher und complicirter[1]).

1) Vergl. Nägeli: über die Siebröhren von Cucurbita im Sitzungsbericht d. k. bayer. Akademie der Wiss. München 1861, und Johannes Hanstein: die Milchsaftgefässe, Berlin 1864.

b) Das Dickenwachsthum einer Zellhaut ist gewöhnlich streng localisirt, so dass die dickeren Theile meist als sehr schroffe Vorsprünge den dünneren Zellhautstellen aufgesetzt erscheinen; entweder auf der Aussenseite oder der Innenseite. Der Gesammteindruck, den die Skulptur gewährt, hängt dann vorzugsweise davon ab, ob die Flächenausdehnung der verdickten oder der verdünnten Stellen die kleinere ist. Findet die Verdickung vorzugsweise an einigen Puncten lebhaft statt, so erfolgt die Bildung nach aussen (Fig. 19) oder nach innen (Fig. 18 *C, D*) vorspringender Warzen, Zapfen oder Stacheln; tritt die Verdickung an linienförmigen oder bandartigen Stellen der Zellhaut lebhafter auf, so bilden sich vorspringende Wülste, Leisten, Bänder, Kämme auf der inneren oder äusseren Seite. Diese leistenförmigen Vorsprünge können auf der inneren oder äusseren Seite netzartige Figuren (Fig. 18 *B*, Fig. 20 *l*) oder Ringe, Schraubenbänder bilden, was zumal bei den

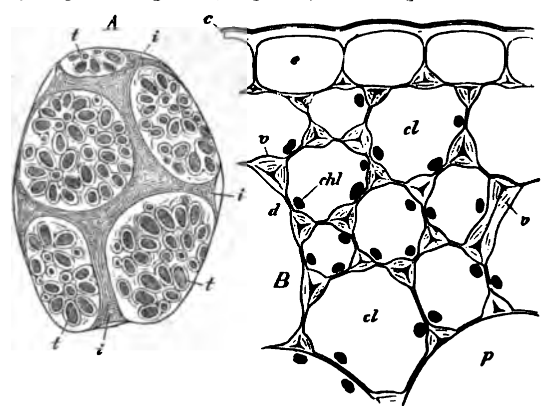


Fig. 21. *A* eine durch Mazeration isolirte Parenchymzelle des Cotyledons von Phaseolus multiflorus; *i i* die Stellen der Haut, wo dieselbe an Intercellularräume angrenzt, *t t* die mit einfachen zahlreichen Tüpfeln besetzte, nicht stark verdickte Haut; die dünnsten Stellen der Tüpfel sind dunkel schraffirt. *B* Epidermis *e* und Collenchym *cl* des Blattstiels einer Begonia; die Epidermiszellen sind auf der äusseren Wand gleichmässig verdickt, wo sie an das Collenchym anstossen, gleich diesem an den Längskanten, wo je drei Zellen zusammentreffen, verdickt; diese Verdickungsmassen sind sehr quellbar. *chl* Chlorophyllkörner, *p* Parenchymzelle (550).

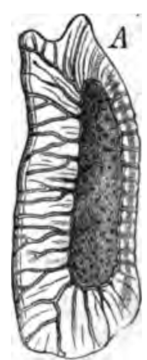


Fig. 22. Eine Zelle unter der Epidermis des unterirdischen Stammes von Pteris aquilina, durch Kochen in einer Auflösung von chlorsaurem Kali in Salpetersäure isolirt; sie ist auf der linken Seite stärker verdickt, die nicht verdickten Stellen erscheinen hier als verzweigte Canäle (550).

nach innen vorspringenden Verdickungen gewisser Gewebezellen häufig vorkommt. Sind die nach innen vorspringenden Ringe oder Schraubenbänder dick und fest, die dazwischen liegenden Zellhauttheile dünn und leicht zerstörbar, so können jene schon innerhalb der Pflanze frei werden, als isolirte Zellstoffstränge in Canälen des Gewebes liegen bleiben (Ringgefässe im Fibrovasalstrang der Equiseten, Zea Mais u. A.), die schraubenbandförmigen Verdickungen aber können als isolirte Fasern oft in bedeutender Länge hervorgezogen werden (sehr auffallende Beispiele derartiger sogenannter abrollbarer Spiralgefässe findet man in der Spindel des Blüthenstandes von Ricinus communis und in den Blättern von Agapanthus). — Erfolgt die Verdickung der Zellhaut auf ausgedehnteren Flächentheilen und bleiben nur kleinere Flächenstücke dünn, unverdickt, so erscheinen diese letzteren als »Tüpfel« von sehr verschiedenem Umriss, entweder rundlich oder spaltenartig, oder wenn die Verdickung der Haut sehr bedeutend ist, als Canäle, welche diese quer durchsetzen. Derartige Verdickungsformen pflegen auf der Innenseite der Haut vorzuspringen; die Canäle verlaufen daher von dem Lumen der Zelle nach aussen und sind hier mit einem dünnen Häutchen verschlossen[1]; wenn die Zelle ihr Protoplasma verliert, abstirbt, so wird das letztere in

1) Zuweilen zeigen stark verdickte Zellwände mit verzweigten Tüpfelcanälen einen sehr verwickelten Bau, z. B. in der harten Samenschale von Bertholletia; vergl. Millardet in Ann. des sc. nat. 5e série, T. VI, 5e cahier.

vielen Fällen zerstört, das Tüpfel oder der Canal also geöffnet (Sphagnum, viele Holzzellen). — Die Tüpfel erscheinen zumal bei langgestreckten Zellen gewöhnlich in schraubenlinigen Reihen angeordnet, in andern Fällen auch eigenthümlich gruppirt (Fig. 21 *A*); eine besonders auffallende Form dieser Gruppirung wird als Gitterbildung, Siebplattenbildung bezeichnet; sie findet sich bei den Siebröhren in den Fasersträngen der Gefässpflanzen vor;

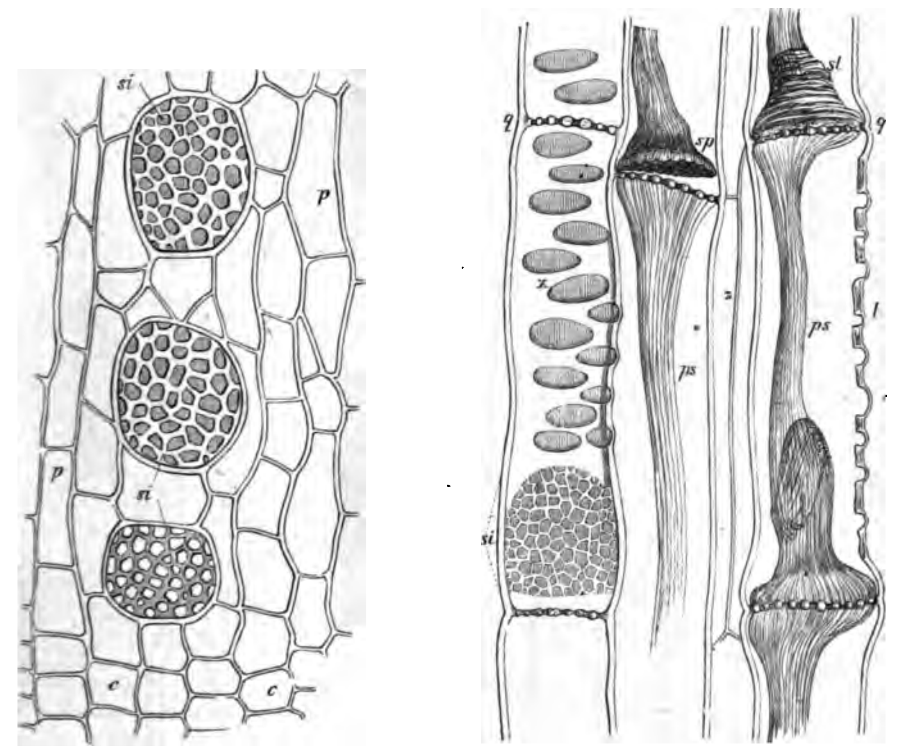


Fig. 23 und 24. Junge Siebröhren von Cucurbita Pepo (550); die Präparate wurden von Stammstücken entnommen, die seit langer Zeit in absolutem Alkohol gelegen hatten und die Herstellung ungemein deutlicher Schnitte gestatten. Die Siebplatten zeigen hier noch Nichts von dem später auftretenden complicirten Bau, wie er bei Nägeli l. c. nachzusehen ist, auch hat hier die Oeffnung der Siebporen noch nicht begonnen; sie sind, wie Fig. 24 *sp* zeigt, noch geschlossen, die Inhalte noch nicht verbunden. — Fig. 23 Querschnitt *c c* Cambium, *p* Parenchym, *si* die Querwände der Siebröhren, als Siebplatten sich entwickelnd; Fig. 24 Längsschnitt; *q* die Queransicht der siebplattenförmigen Querwände; *si* eine Siebplatte an der Seitenwand; *x* dünnere Stellen der Längswände, bei *l* im Längsschnitt gesehen; in ihnen bilden sich später zahlreiche kleine Siebporen, jetzt sind sie noch homogen; *ps* der zusammengezogene Protoplasmaschlauch, bei *sp* von der Querwand abgehoben; *s* parenchymatische Zellen zwischen den Siebröhren.

meist auf den Querwänden, doch auch auf Längswänden. Im einfachsten Fall sind die dünnen Stellen (die Tüpfel) sehr dicht gedrängt, nur durch dickere Leisten getrennt und polygonal (Fig. 23, 24 *si*); häufig erscheinen sie als scharf umschriebene Gruppen zahlreicher Puncte; der ganze Flächenraum einer solchen Gruppe kann dann selbst schon dünner sein, als die übrige Haut. In vielen Fällen wird die dünne Stelle solcher Tüpfel aufgelöst und die Protoplasmainhalte benachbarter Zellen treten durch diese engen Canäle in Communication (Fig. 88). Zuweilen wird der Bau derartiger Siebplatten (z. B. bei Cucurbita Pepo) im Alter durch weitere Verdickung und Quellung der Verdickungsmasse ein sehr eigenthümlicher und complicirter[1]).

---

1) Vergl. Nägeli: über die Siebröhren von Cucurbita im Sitzungsbericht d. k. bayer. Akademie der Wiss. München 1861, und Johannes Hanstein: die Milchsaftgefässe, Berlin 1864.

b) **Das Dickenwachsthum einer Zellhaut** ist gewöhnlich streng localisirt, so dass die dickeren Theile meist als sehr schroffe Vorsprünge den dünneren Zellhautstellen aufgesetzt erscheinen; entweder auf der Aussenseite oder der Innenseite. Der Gesammteindruck, den die Skulptur gewährt, hängt dann vorzugsweise davon ab, ob die Flächenausdehnung der verdickten oder der verdünnten Stellen die kleinere ist. Findet die Verdickung vorzugsweise an einigen Puncten lebhaft statt, so erfolgt die Bildung nach aussen (Fig. 19) oder nach innen (Fig. 18 *C*, *D*) vorspringender Warzen, Zapfen oder Stacheln; tritt die Verdickung an linienförmigen oder bandartigen Stellen der Zellhaut lebhafter auf, so bilden sich vorspringende Wülste, Leisten, Bänder, Kämme auf der inneren oder äusseren Seite. Diese leistenförmigen Vorsprünge können auf der inneren oder äusseren Seite netzartige Figuren (Fig. 18 *B*, Fig. 20 *l*) oder Ringe, Schraubenbänder bilden, was zumal bei den

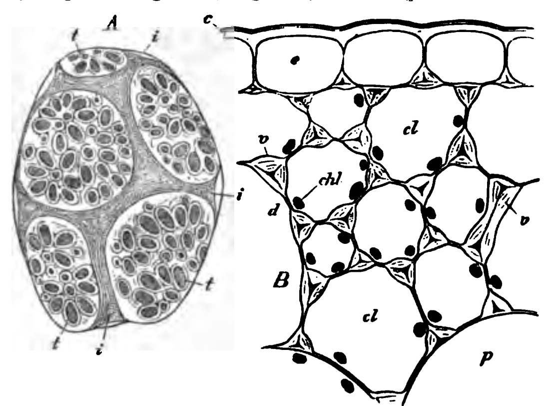


Fig. 21. *A* eine durch Mazeration isolirte Parenchymzelle des Cotyledons von Phaseolus multiflorus; *i i* die Stellen der Haut, wo dieselbe an Intercellularräume angrenzt, *t t* die mit einfachen zahlreichen Tüpfeln besetzte, nicht stark verdickte Haut; die dünnsten Stellen der Tüpfel sind dunkel schraffirt. *B* Epidermis *e* und Collenchym *cl* des Blattstiels einer Begonia; die Epidermiszellen sind auf der äusseren Wand gleichmässig verdickt, wo sie an das Collenchym anstossen, gleich diesem an den Längskanten, wo je drei Zellen zusammentreffen, verdickt; diese Verdickungsmassen sind sehr quellbar. *chl* Chlorophyllkörner, *p* Parenchymzelle (550).

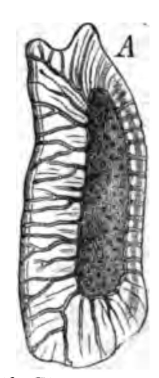


Fig. 22. Eine Zelle unter der Epidermis des unterirdischen Stammes von Pteris aquilina, durch Kochen in einer Auflösung von chlorsaurem Kali in Salpetersäure isolirt; sie ist auf der linken Seite stärker verdickt, die nicht verdickten Stellen erscheinen hier als verzweigte Canäle (550).

nach innen vorspringenden Verdickungen gewisser Gewebezellen häufig vorkommt. Sind die nach innen vorspringenden Ringe oder Schraubenbänder dick und fest, die dazwischen liegenden Zellhauttheile dünn und leicht zerstörbar, so können jene schon innerhalb der Pflanze frei werden, als isolirte Zellstoffstränge in Canälen des Gewebes liegen bleiben (Ringgefässe im Fibrovasalstrang der Equiseten, Zea Mais u. A.), die schraubenbandförmigen Verdickungen aber können als isolirte Fasern oft in bedeutender Länge hervorgezogen werden (sehr auffallende Beispiele derartiger sogenannter abrollbarer Spiralgefässe findet man in der Spindel des Blüthenstandes von Ricinus communis und in den Blättern von Agapanthus). — Erfolgt die Verdickung der Zellhaut auf ausgedehnteren Flächentheilen und bleiben nur kleinere Flächenstücke dünn, unverdickt, so erscheinen diese letzteren als »Tüpfel« von sehr verschiedenem Umriss, entweder rundlich oder spaltenartig, oder wenn die Verdickung der Haut sehr bedeutend ist, als Canäle, welche diese quer durchsetzen. Derartige Verdickungsformen pflegen auf der Innenseite der Haut vorzuspringen; die Canäle verlaufen daher von dem Lumen der Zelle nach aussen und sind hier mit einem dünnen Häutchen verschlossen[1]; wenn die Zelle ihr Protoplasma verliert, abstirbt, so wird das letztere in

---

1) Zuweilen zeigen stark verdickte Zellwände mit verzweigten Tüpfelcanälen einen sehr verwickelten Bau, z. B. in der harten Samenschale von Bertholletia; vergl. Millardet in Ann. des sc. nat. 5e série, T. VI, 5e cahier.

vielen Fällen zerstört, das Tüpfel oder der Canal also geöffnet (Sphagnum, viele Holzzellen). — Die Tüpfel erscheinen zumal bei langgestreckten Zellen gewöhnlich in schraubenlinigen Reihen angeordnet, in andern Fällen auch eigenthümlich gruppirt (Fig. 21 A); eine besonders auffallende Form dieser Gruppirung wird als Gitterbildung, Siebplattenbildung bezeichnet; sie findet sich bei den Siebröhren in den Fasersträngen der Gefässpflanzen vor;

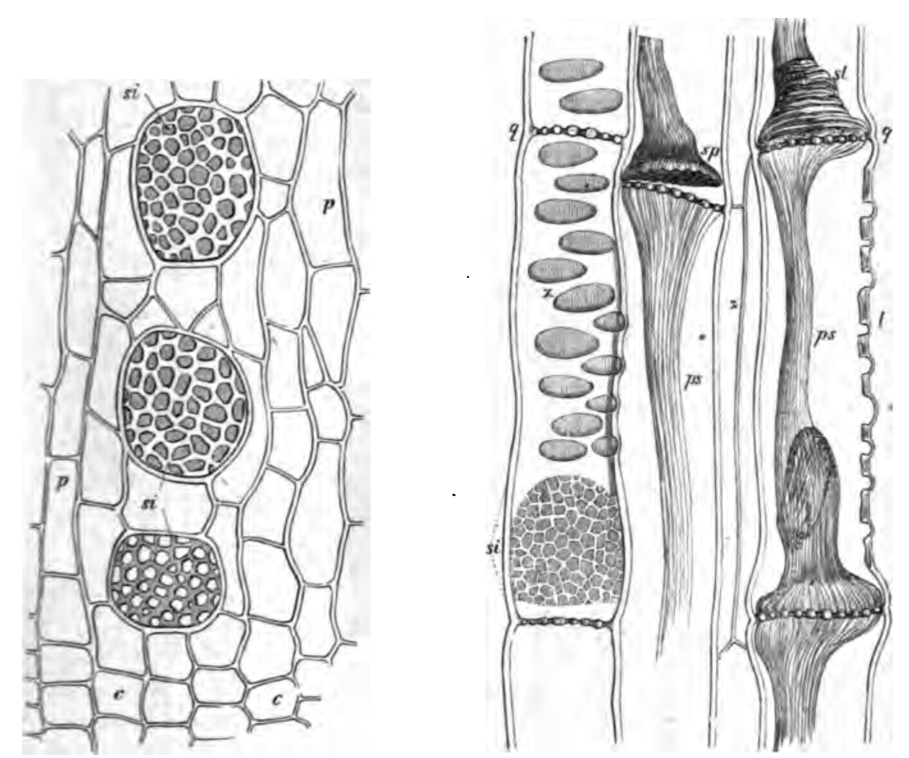


Fig. 23 und 24. Junge Siebröhren von Cucurbita Pepo (550); die Präparate wurden von Stammstücken entnommen, die seit langer Zeit in absolutem Alkohol gelegen hatten und die Herstellung ungemein deutlicher Schnitte gestatten. Die Siebplatten zeigen hier noch Nichts von dem später auftretenden complicirten Bau, wie er bei Nägeli l. c. nachzusehen ist, auch hat hier die Oeffnung der Siebporen noch nicht begonnen; sie sind, wie Fig. 24 *sp* zeigt, noch geschlossen, die Inhalte noch nicht verbunden. — Fig. 23 Querschnitt *c c* Cambium, *p* Parenchym, *si* die Querwände der Siebröhren, als Siebplatten sich entwickelnd; Fig. 24 Längsschnitt; *q* die Queransicht der siebplattenförmigen Querwände; *si* eine Siebplatte an der Seitenwand; *x* dünnere Stellen der Längswände, bei *l* im Längsschnitt gesehen; in ihnen bilden sich später zahlreiche kleine Siebporen, jetzt sind sie noch homogen; *ps* der zusammengezogene Protoplasmaschlauch, bei *sp* von der Querwand abgehoben; *z* parenchymatische Zellen zwischen den Siebröhren.

meist auf den Querwänden, doch auch auf Längswänden. Im einfachsten Fall sind die dünnen Stellen (die Tüpfel) sehr dicht gedrängt, nur durch dickere Leisten getrennt und polygonal (Fig. 23, 24 *si*); häufig erscheinen sie als scharf umschriebene Gruppen zahlreicher Puncte; der ganze Flächenraum einer solchen Gruppe kann dann selbst schon dünner sein, als die übrige Haut. In vielen Fällen wird die dünne Stelle solcher Tüpfel aufgelöst und die Protoplasmainhalte benachbarter Zellen treten durch diese engen Canäle in Communication (Fig. 88). Zuweilen wird der Bau derartiger Siebplatten (z. B. bei Cucurbita Pepo) im Alter durch weitere Verdickung und Quellung der Verdickungsmasse ein sehr eigenthümlicher und complicirter[1]).

1) Vergl. Nägeli: über die Siebröhren von Cucurbita im Sitzungsbericht d. k. bayer. Akademie der Wiss. München 1861, und Johannes Hanstein: die Milchsaftgefässe, Berlin 1864.

Eine Form der nach innen vorspringenden Verdickungen, welche bei Holzzellen und Gefässen ungemein häufig vorkommt, nämlich die Bildung **gehöfter Tüpfel**[1]), bedarf hier einer eingehenderen Darstellung.

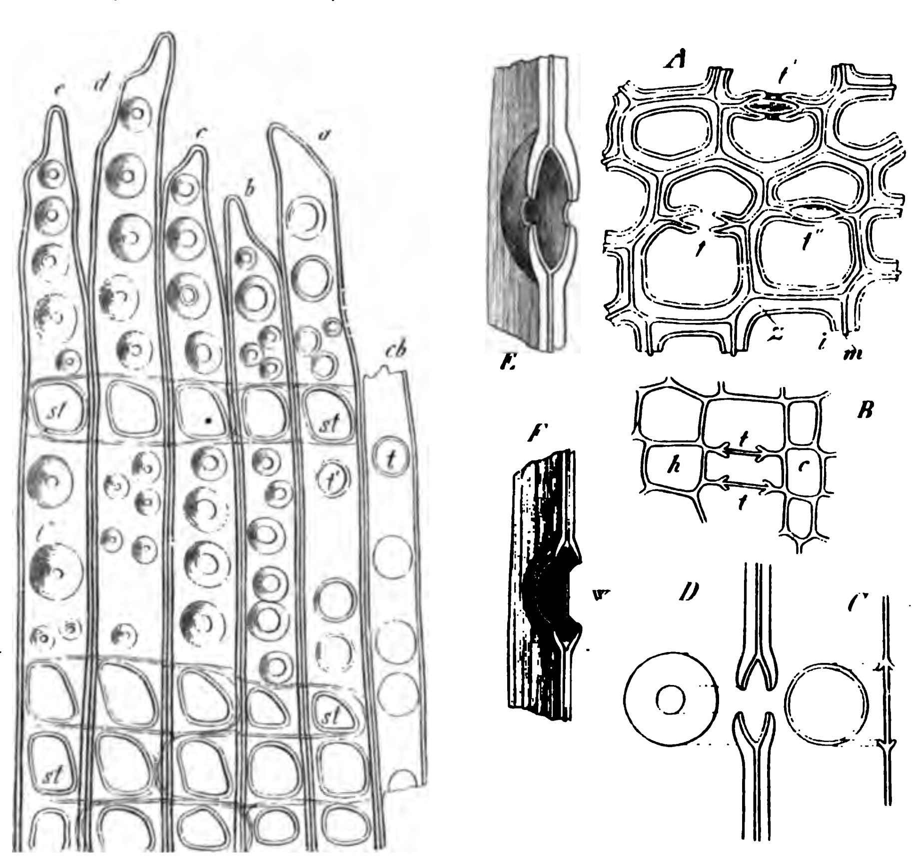


Fig. 25. Pinus sylvestris: radialer Längsschnitt durch das Holz eines kräftig wachsenden Zweiges; *cb* cambiale Holzzelle, *a*—*e* ältere Holzzellen; *t t' t''* gehöfte Tüpfel der Holzzellen, an Alter zunehmend; *st* grosse Tüpfel, wo Markstrahlzellen an den Holzzellen liegen (550).

Fig. 26. Pinus sylvestris: *A* Querschnitt fertiger Holzzellen (800); *m* Medianschicht der gemeinsamen Wand, *i* innere, das Lumen auskleidende Schicht, *z* zwischenliegende Schicht der Wand; *t* ein mitten durchgeschnittenes fertiges Tüpfel, *t'* ebenso, aber an einer dickeren Stelle des Schnittes, der darunter liegende Theil des Tüpfelraumes ist perspectivisch zu sehen, *t''* ein Tüpfel unterhalb seiner inneren Oeffnung durchschnitten. — *B* Querschnitt durch das Cambium (800), *c* Cambium, *h* Holzzellen noch jung, dazwischen zwei sehr junge Holzzellen mit beginnender Tüpfelbildung *t t*; *C*—*F* schematische Figuren.

Die Bildung gehöfter Tüpfel kommt dadurch zu Stande, dass bei dem Anfang der Hautverdickung verhältnissmässig grosse Räume dünn bleiben (Fig. 25 *t*; Fig. 26 *B*, *t*), dass aber mit zunehmender Verdickung die nach innen vorspringende Verdickungsmasse mehr Fläche gewinnt und sich über dem dünnen Theile der Wand zusammenwölbt (Fig. 25 *a*—*e*, Fig. 26 *C* und *F*); der Umriss der dünnen Wandstelle erscheint auf der Flächenansicht bei dem Holz von Pinus sylvestris kreisrund, der Rand der sich über ihr zusammenwölbenden Verdickungsmasse wächst ebenfalls kreisförmig, sich verengend fort, und so erscheint die Flä-

---

1) Die Entwicklung derselben wurde zuerst von Schacht richtig erkannt: De maculis in plantarum vasis etc. Bonn 1860.

ebenansicht eines solchen Tupfels in Form zweier concentrischer Kreise, deren grosserer den ursprunglichen Umfang der dünnen Hautstellen (Fig. 25 *c b* bei *t*), deren innerer den sich nach und nach verengenden kreisförmigen Rand der Verdickung darstellt (Fig. 25 *a — e*,

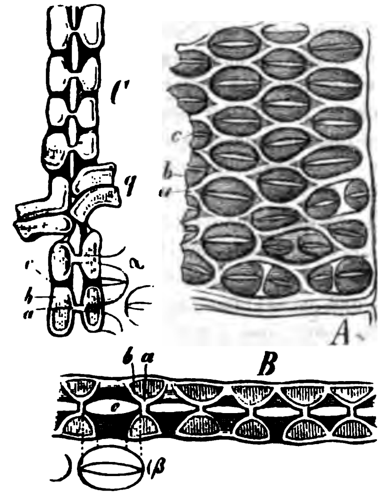


Fig. 27. Dahlia variabilis, Gefässwand mit gehoften Tüpfeln aus der saftigen Wurzelknolle; *A* Flächenansicht eines Stückes einer Gefässwand von aussen; *B* Querschnitt derselben (horizontal, senkrecht auf das Papier), *C* Längsschnitt (vertical, senkrecht auf die Papierebene); *q* Querwand; *a* die dünnen ursprünglichen Verdickungsleisten, *b* der verbreiterte, den Tüpfel überwölbende, später gebildete Theil der Verdickungsleisten, *c* der Spalt, durch den der Tüpfelraum mit dem Zellraum communicirt. Bei *α* und *β* ist zur Erläuterung dem Längs- und Querschnitt die entsprechende Flächenansicht beigefügt (800).

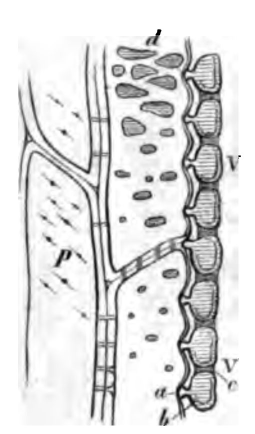


Fig. 28. Dahlia variabilis, aus der Wurzelknolle; *P* parenchymatisch ausgebildete Holzzellen; *V* ein Stück einer Gefässwand, wo diese einer parenchymatischen Holzzelle angrenzt; *a b* die Verdickungsmassen der Gefässwand senkrecht durchschnitten, *c* der Spalt des Tüpfels; *d* einfache Tüpfel auf der parenchymatischen Holzzelle (800).

Fig. 25 *C, D*). Da nun dieser Vorgang auf beiden Seiten einer Scheidewand zweier Zellen stattfindet, so wird durch die beiden Ueberwölbungen ein linsenförmiger Raum umgrenzt, der in der Mitte durch die ursprüngliche dünne Lamelle der Haut in zwei gleiche Hälften getheilt ist (Fig. 26 *F, w*), jede Hälfte dieses Tüpfelraumes ist durch eine kreisrunde Oeffnung mit der Zellhöhlung in Communication. Wenn die Holzzellen ihr Protoplasma verlieren und sich mit Luft und Wasser füllen, so wird dieses dünne Häutchen (wie in Fig. 26) zerstort, der Tüpfelraum bildet eine einzige Höhlung, die zwischen den übergewölbten Verdickungsmassen der Scheidewand eingeschlossen und nach rechts und links durch eine kreisförmige Oeffnung mit den benachbarten Zellhöhlen verbunden ist (Fig. 26 *A, D, E*). Bei Pinus sylvestris sind die Tüpfel gross und weit von einander entfernt, der ganze Vorgang Schritt fur Schritt leicht zu erkennen. Etwas fremdartig dagegen erscheint der Vorgang dann, wenn Tupfel sehr nahe an einander liegen, wie bei den getüpfelten Gefässen. In diesem Falle tritt die Verdickung zuerst in Form eines Netzes auf, welches die dünnen Hautstellen in Form rundlich polygonaler Maschen umgiebt, wie man sehr leicht an jungen Maiswurzeln z. B. erkennt. Fig. 27 *A* stellt einen Theil der Seitenwand eines bereits fertigen Gefässes[1] der Wurzelknolle von Dahlia dar; die ursprünglich auf der dünnen Haut auftretenden Leisten sind mit *a* bezeichnet und hell gelassen; sie umschliessen elliptisch-zweispitzige Maschen. Bei fortschreitender Verdickung behält jede Leiste ihre ursprüngliche Breite, wo sie der dünnen Zellhaut aufgesetzt ist, aber ihr weiter nach innen wachsender freier Rand verbreitert sich und wölbt sich über die dünne Hautstelle hinüber. In diesem Falle wachsen aber

1) Ueber den Begriff eines Gefässes vergl. das 2. Kapitel.

die Ueberwolbungen nicht gleichmässig, sondern so, dass ihre Ränder schliesslich einen schmalen Spalt bilden (c in *A* und *B*). Auch hier findet, wenn zwei gleichartige Zellen an einander liegen, derselbe Vorgang auf beiden Seiten der Grenzwand statt, und auch hier werden durch die Ueberwölbungen linsenförmige Räume gebildet, die anfangs durch die ursprüngliche dünne Hautlamelle halbirt sind; auch hier verschwindet die letztere später, und es treten die Zellräume an jedem gehöften Tüpfel in Communication; der Canal, der sie verbindet (das gehöfte Tüpfel), ist in der Mitte weit und öffnet sich rechts und links in jede Zelle durch einen engen Spalt (Fig. 27 *B*, *C*). — Grenzt dagegen eine derartige Gefässzelle an eine Parenchymzelle, welche immer saftig und geschlossen bleibt, so findet die Verdickung mit Ueberwölbung der Tüpfel nur auf der Seite der Gefässzelle statt (Fig. 28 *V*), die dünnen Stellen der Haut bleiben erhalten[1], und die gehöften Tüpfel bleiben geschlossen; aus dem Zellraum des Gefässes führt ein enger Spalt (c) zwischen den verbreiterten Verdickungsmassen (*b*) hindurch zu einem weiteren Raume, der seitlich von den schmalen Verdickungsleisten (*a*), aussen von der primären Haut umgrenzt ist. — Diese Verhältnisse können nur in Schnitten von ausserordentlicher Feinheit gesehen werden, man gewinnt dieselben leicht, wenn man grössere Stücke der betreffenden Pflanzentheile Monate lang in viel absolutem Alkohol liegen lässt, sie vor der Präparation herausnimmt und diesen verdunsten lässt; so erhält man Stücke von einiger Härte und Zähigkeit, die sich ungemein gut und glatt schneiden, wenn das Messer sehr scharf ist.

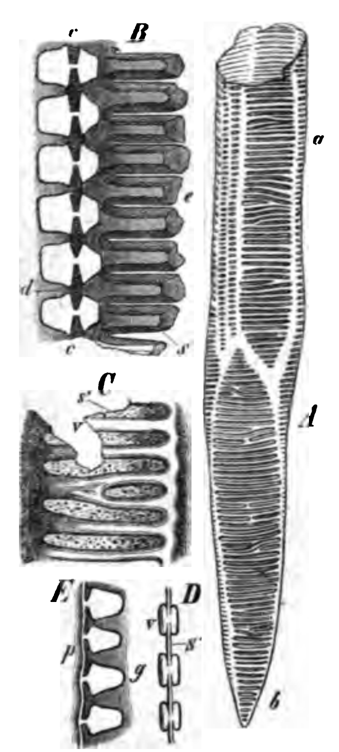


Fig. 29. Pteris aquilina, leiterförmig verdicktes Gefäss aus dem unterirdischen Stamme; *A* halbe Gefässzelle, durch Schulze'sche Mazeration isolirt; *B*—*D* an in absolutem Alkohol erhärteten Stammstücken gewonnen. *B* nach sehr klaren Schnitten halb schematisch gezeichnet; rechts Flächenansicht der Gefässwand von innen, *c c* senkrechter Durchschnitt derselben; *C* Flächenansicht einer jungen Gefässwand, *D* ihr senkrechter Durchschnitt; *E* Stelle, wo ein Gefäss an eine saftige Zelle grenzt, im Durchschnitt senkrecht auf die Verdickungsleisten des Gefässes (800).

Bei den leiterförmig oder treppenförmig verdickten Gefässwandungen, die bei höheren Kryptogamen besonders schön ausgebildet vorkommen, sind die gehöften Tüpfel spaltenförmig; sie sind oft so breit, als die Scheidewand zweier benachbarter Zellen, in Richtung der Längsaxe der Zelle sehr niedrig. Fig. 29 zeigt die untere Hälfte einer derartigen Gefässzelle *A* mit den spaltenförmigen Tüpfeln, zwischen denen die Verdickungsmassen der Wand wie Leitersprossen liegen; die grösseren hellen Räume sind die Kanten, wo die Zelle mit den Kanten der Nachbarzelle zusammentrifft. Die Bildung einer solchen leiterförmigen Verdickung beginnt damit, dass auf der ursprünglichen sehr dünnen Wand, welche zwei Gefässzellen trennt (*C*, *s'*), querlaufende Verdickungsleisten entstehen, *v*, die rechts und links in diejenige Verdickung übergehen, welche jedesmal an der Kante einer Zellenwand liegt. *C* zeigt diess von der Fläche, *D* im senkrechten Durchschnitt. Im aus-

1) Diese dünnen, gehöfte Tüpfel verschliessenden Hautstellen können durch lebhaftes Flächenwachsthum Aussackungen bilden, welche durch die Poren der Tüpfel in die Gefässzelle hineinwachsen, sich dort ausbreiten, durch Querwände getheilt werden und so ein dünnwandiges Gewebe bilden, welches nicht selten die ganze Höhlung der Gefässzelle erfüllt. Diese Bildungen sind längst unter dem Namen Tüllen bekannt häufig und leicht zu sehen z. B. in alten Wurzeln von Curcurbita, im Holz von Robinia pseudacacia u. v. a.

gebildeten Zustand ist die dünne Lamelle (s') verschwunden (c c bei B), die Verdickungsleisten haben sich nach innen wachsend übergewölbt, so dass nur ein enger Spalt (d, B) zwischen ihren Rändern bleibt; noch weiter nach innen wird die Leiste wieder schmäler; die Innenräume zweier benachbarter Gefässe sind also durch zahlreiche breite Spalten verbunden (s in B), das Gerüst der Leiter wird von eigenthümlich geformten Sprossen gebildet, die bei B in c c im Durchschnitt, bei B in e von der Fläche gesehen werden. Wo eine Gefässwand an eine parenchymatische Zelle angrenzt (E), da erfolgt die leiterförmige Verdickung nur auf der Seite des Gefässes (g), sie unterbleibt auf der andern Seite (p); auch in diesem Falle bleibt die dünne ursprüngliche Wand erhalten, sie verschliesst die breiteren Aussenräume der gehöften spaltenförmigen Tüpfel.

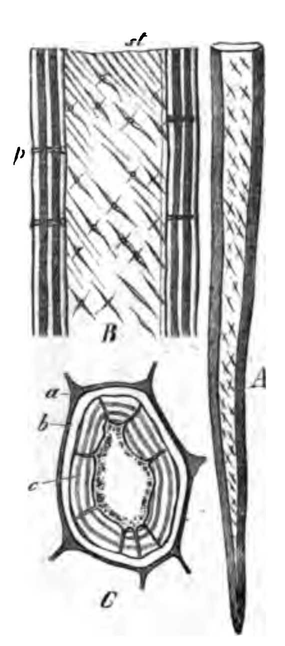


Fig. 30. Braunwandige Zellen im Stamm von Pteris aquilina. *A* eine halbe Zelle, durch Schulze'sche Mazeration isolirt und entfärbt; *B* ein Stück davon stärker vergrössert (550); die spaltenförmigen Tüpfel sind gekreuzt, d. h. der Spalt dreht sich bei zunehmender Verdickung; bei *p* Seitenansicht eines Spaltes, der hier als einfacher Canal erscheint, da er den schmalen Durchschnitt zeigt.

Mit diesen Beispielen ist aber die Mannigfaltigkeit der Tüpfelbildungen noch lange nicht erschöpft, auch können hier nicht alle Vorkommnisse dargestellt werden; nur auf einige sei hingewiesen.

Wir sahen bei der Gefässbildung von Dahlia (Fig. 27) wie das Tüpfel anfangs einen grossen rundlichen Raum einnimmt, während die Ränder der überwölbenden Verdickung einen Spalt einschliessen. Durch eine Abänderung dieses Wachsthumsvorgangs kann nun der Spalt eine viel grössere Länge erreichen, als dem Durchmesser des äusseren Tüpfelraumes entspricht, dann erscheint das Tüpfel auf der Flächenansicht als eine rundliche Oeffnung, die von einem Spalt durchsetzt wird (Fig. 28 bei P). Es kommt auch vor, dass der Tüpfelspalt bei fortschreitender Verdickung seine Richtung ändert, so dass man dann auf der Flächenansicht zwei einander kreuzende Spalten wahrnimmt (Fig. 30 A und B, st). Um aber sicher zu sein, dass diess innerhalb der Zellhautschichten einer Zelle stattfindet, muss man die Zellen durch Mazeration isoliren. Aehnliche Bilder der Flächenansicht erhält man nämlich oft auch, wenn man die ganze Scheidewand zweier Zellen von der Fläche aus betrachtet. Läuft in der einen Zelle der Spalt nach links oben, so kann der correspondirende Spalt auf der andern Seite nach rechts oben laufen; in der Flächenansicht erscheinen sie dann gekreuzt[1].

Bei Gewebezellen ist die Scheidewand anfangs immer eine sehr dünne einfache Lamelle; bei dem Dickenwachsthum springen die Verdickungsmassen nach rechts und links in die benachbarten Zellhöhlungen vor. Gewöhnlich ist das Wachsthum rechts und links von einer Scheidewand, wie wir bereits sahen, correspondirend, was zumal bei der Tüpfelbildung sehr deutlich hervortritt, insofern die Tüpfelcanale benachbarter Zellen auf einander treffen. Da nun aber eine Gewebezelle oft an verschiedenen Seiten an ganz verschiedene Nachbarzellen angrenzt, so können auch verschiedene Seiten derselben Zelle verschiedene Verdickungsformen, zumal verschiedene Tüpfelbildungen zeigen. Auch kann das gesammte Dickenwachsthum an verschiedenen Seiten sehr verschieden sein; so sind z. B. die Epidermiszellen auf der äusseren freien

---

1) Eine sehr klare Darstellung eines gedrehten Tüpfelcanals, dessen äusserer und innerer Spalt innerhalb derselben Haut sich kreuzen, siehe bei Nägeli, Berichte der Münchener Akademie 1867 (9. Juli), Taf. V. Fig. 45.

Wand meist stark verdickt, auf der innern Wand, wo sie an parenchymatische Zellen angrenzen, entweder sehr dünn oder den Nachbarn entsprechend gebildet.

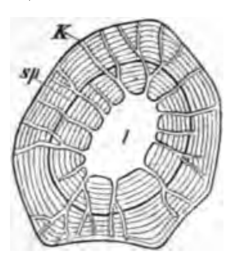


Fig. 31. Querschnitt einer Bastzelle der Wurzelknolle von Dahlia variabilis (800); *l* die Zellhöhlung, *K* Tüpfelcanäle, welche die Schichtung durchsetzen, *sp* ein Sprung, durch den ein inneres Schichtensystem sich abgesondert hat.

Das correspondirende Dickenwachsthum tritt mehr zurück, wenn die Verdickungsmassen eine deutliche schraubige Structur zeigen, oder wenn sie in Form starker Schraubenbänder auftreten, wie bei den Spiralfaserzellen; wenn hier in jeder zweier benachbarten Zellen ein oder mehr Schraubenbänder in gleicher Richtung gewunden verlaufen, so müssen sie sich nothwendig an der gemeinsamen Trennungswand kreuzen.

c) Schichtung und Streifung der Zellhaut[1]). Wenn die Zellhäute eine gewisse Dicke und Flächenausdehnung erreicht haben, so tritt die Schichtung und Streifung mehr oder minder deutlich hervor. Vermöge der Schichtung erscheint die Haut aus in einander geschachtelten, sehr dünnen Häutchen, die einander dicht anliegen, zusammengesetzt; die Schichtung wird sowohl auf dem Quer- als Längsschnitt der Haut gesehen. Die Streifung ist gewöhnlich am deutlichsten von der Fläche aus zu sehen; sie macht sich bemerklich in Form zweier (zuweilen scheinbar mehrerer) Liniensysteme, welche auf der Oberfläche hinziehen, das eine System, aus unter sich parellelen Streifen bestehend, wird immer von dem anderen System, welches ebenfalls aus parallelen Streifen besteht, geschnitten. Die genauere Untersuchung zeigt, dass die als Streifung erscheinende Structur nicht bloss der Oberfläche oder einer Schicht der Zellhaut angehört, dass die Streifung vielmehr die ganze Dicke der Haut durchsetzt, dass die Streifen also Lamellen sind, welche die Oberfläche schneiden und sich durch alle concentrischen Schichten hindurch fortsetzen. Bei stark ausgeprägter Streifung, und wenn diese der Längsaxe der Zelle nahezu parallel ist, erkennt man sie daher auch auf dem Querschnitt in Form von Streifen, welche die concentrische Schichtung durchsetzen; auf dem Längsschnitt der Zellhaut sind nur solche Streifensysteme deutlich zu erkennen, die von der Fläche gesehen ungefähr quer um die Zelle herumlaufen.

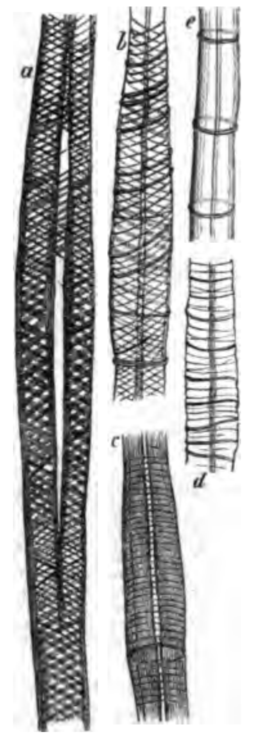


Fig. 32. Bastzellen aus dem Blatt von Hoja carnosa (800), die Streifung zeigend; diese sind in der Natur bei weitem weniger markirt, aber eben so deutlich. — *a* optischer Längsdurchschnitt der gekreuzten Ringstreifung; *b* Aussenansicht der Seite, wo sich die Ringstreifen kreuzen; *c* Aussenansicht der Seite, wo sie sich nicht kreuzen; *d* ebenso; *e* ein Stück Zellhaut, wo nur einzelne Ringstreifen deutlich sind.

Jedes Schichten- und jedes Streifensystem besteht aus Lamellen von sichtbarer Dicke und von verschiedenem Lichtbrechungsvermögen, so dass immer eine stärker brechende Schicht mit einer schwächer brechenden, eine stärker lichtbrechende Streifungslamelle mit einer schwächer brechenden

1) Mohl: botan. Zeitg. 1858, p. 1, 9. — Nägeli: über den inneren Bau der vegetabilischen Zellenmembran in den Sitzungsber. der Münchener Akademie der Wiss. 1864. Mai und Juli. — Hofmeister: Lehre von der Pflanzenzelle, p. 197.

abwechselt. Dieser Unterschied der Lichtbrechung rührt von einer verschiedenen Vertheilung des Wassers und der festen Stofftheilchen in der Zellhaut her; die minder stark lichtbrechenden Lamellen sind reicher an Wasser, ärmer an Zellhautstoff, also minder dicht; die stärker lichtbrechenden und dichteren Lamellen enthalten wenig Wasser und mehr Zellstoff. Daher verschwindet die Schichtung und Streifung der Zellhaut durch vollständige Wasserentziehung, ebenso durch starke Quellung, d. h. Wassereinlagerung, weil im ersten Fall die wasserreichen Schichten den wasserarmen gleich, im zweiten Fall die wasserarmen Schichten durch reichliche Wassereinlagerung den andern Schichten ähnlich werden. Dagegen tritt die Schichtung und Streifung am deutlichsten hervor, wenn bei einem bestimmten Wassergehalt der Zellhaut die Differenz der dichten und weichen Substanz am grössten wird; in vielen Fällen kann diess durch Zusatz von Säuren oder Alkalien bewirkt werden, die eine nicht allzustarke Quellung hervorrufen. Sind aber die dichten Streifen sehr dicht, die weichen sehr wasserreich, wie bei manchen Holzzellen (Pinus sylvestris), so wird die Streifung auch durch Austrocknung deutlicher, weil dann die dichten Streifen hervorragen, die weichen einsinken.

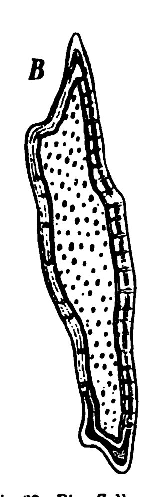


Fig. 33. Eine Zelle unter der Epidermis des Stammes von Pteris aquilina, durch Schulze'sche Maration isolirt. Die Wand ist im optischen Längsschnitt gesehen, sie zeigt eine innerste sehr dichte Schicht, eine mittlere weiche Schicht (rechts unten der dunkle Streif), eingefasst von zwei dichteren Schichten; diese Schichten sind von Tüpfelcanälen durchsetzt, die man an der Hinterwand im Querschnitt sieht.

Die Streifensysteme und die Schichtung einer Zellhaut durchsetzen einander, wie die Spaltungsflächen eines nach drei Richtungen spaltbaren Krystalls. Da nun aber Streifen und Schichten aus messbar dicken Lamellen von abwechselnd dichter und weicher Substanz bestehen, so erscheint die Haut aus parallelepipedischen Stücken zusammengesetzt, die sich durch ihren Wassergehalt unterscheiden. Sieht man einstweilen von der Schichtung ab und nimmt man an, dass zwei sich schneidende Streifensysteme vorhanden sind, so werden immer da, wo zwei dichte Streifen sich schneiden, die dichtesten wasserärmsten, da, wo zwei weiche sich schneiden, die weichsten, wasserreichsten Stellen vorhanden sein; wo endlich die weichen und dichten Stellen sich schneiden, werden Areolen von mittlerer Dichte sich bilden. Die Durchschnitte der Streifungslamellen müssen Prismen bilden, welche senkrecht oder schief auf der Zellhautfläche stehen; ist die concentrische Schichtung stark ausgeprägt, so muss jedes dieser Prismen in radial hinter einander liegende dichte und weiche Abschnitte zerlegt werden, ist die concentrische Schicht schwach ausgebildet, so kann die prismatische Structur zuweilen sehr deutlich hervortreten; die eigenthümliche innere Structur der Exosporien von Rhizocarpeen und die noch mannigfaltigeren der Exine vieler Pollenkörner kann auf eine weitere Ausbildung derartigen Verhaltens zurückgeführt werden, was im Einzelnen durchzuführen hier des Raumes wegen unmöglich ist. Die Lamellen, welche äusserlich als Streifung erscheinen, können die Form geschlossener Ringe haben, d. h. dünnen Durchschnitten der Zelle ähnlich sein, oder aber schraubig um die Zellenaxe verlaufen. Man unterscheidet danach Ringstreifen und Spiralstreifung; es ist oft ungemein schwierig zu entscheiden, welche von beiden vorhanden ist; zuweilen sind auch an derselben Zellhaut beide an verschiedenen Stellen ausgebildet. — Zuweilen ist das eine Streifensystem sehr undeutlich, das andere desto stärker ausgeprägt, oder in einer Schicht der Zellhaut kann das eine, in einer andern Schicht das andere Streifensystem stärker entwickelt sein, was mit der oben berührten Drehung der Tüpfelspalten genetisch zusammenhängt. — Die Streifung ist meist am deutlichsten bei Zellen mit breiten gleichmässigen Verdickungsflächen (Valonia utricularis, Haare von Opuntia, Markzellen der Wurzelknollen von Dahlia, hier ungemein deutlich), aber sie ist auch bei complicirter Sculptur der Zellhaut zu erkennen, z. B. an den mit dicht gedrängten kleinen gehöften Tüpfeln versehenen Wandungen sehr weiter Gefässe von Cucurbita Pepo (nach Schulze'scher Mazeration, zumal an Gefässen

der Wurzel sehr deutliche gekreuzte Spiralstreifung). — Die Streifung kann selbst zu Niveaudifferenzen Anlass geben; zuweilen springen die dichteren Lamellen auf der Innenseite der Haut ein wenig vor (Fig. 34 *B*), oder es treten einzelne dichtere Lamellen eines Streifensystems allein hervor; so kommt z. B. auf der Innenseite der Holzzellen von Taxus baccata ein feines Schraubenband zum Vorschein, welches nicht selten mit einem entgegengesetzt verlaufenden sich kreuzt: — Wo langgezogene spaltenförmige Tüpfel schraubenlinig auf der Haut angeordnet sind, da findet man gewöhnlich ein Streifensystem in entsprechender Richtung.

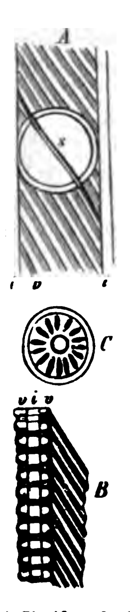


Fig. 34. Streifung der Holzzellen von Pinus Strobus. *A* Flächenansicht einer jüngeren Zelle; über das noch junge gehöfte Tüpfel verläuft ein Spalt, der schraubigen Streifung entsprechend; *B* Durchschnittsansicht der Zellwand mit einem Theil der Seitenansicht; *i* die Mittellamelle der zweien Zellen gemeinsamen Wand; *v v* die ihr aufliegenden Verdickungsschichten; diese sind gestreift, die Streifung giebt sich als eine die ganze Dicke durchsetzende Lamellenbildung zu erkennen; die dichteren (hellen) Lamellen springen knötchenförmig hervor. — *C* Flächenansicht eines Tüpfels, die Streifung erscheint hier als eine sternförmige Anordnung minder dichter Stellen (800).

Dieses Wenige mag hier genügen, den Anfänger auf das Wesen der Schichtung und Streifung und auf ihre Beziehung zur Sculptur der Zellhaut hinzuweisen, eine weitere Ausführung würde die Grenzen dieses Buches überschreiten[1].

d) Intussusception als Ursache des Flächen- und Dickenwachsthums der Zellhaut. Das Flächenwachsthum der Zellhaut kann nur so gedacht werden, dass zwischen die schon vorhandenen Partikeln derselben neue Partikeln eingeschoben werden, die jene aus einander drängen. Es ist sehr wahrscheinlich, dass die Streifungslamellen einen genetischen Zusammenhang mit diesem Vorgang haben, ähnlich wie ihn Nägeli für die concentrische Schichtung der Stärkekörner mit ihrem Wachsthum nachgewiesen hat. — Das Dickenwachsthum der Zellhaut dachte man sich lange Zeit so vor sich gehend, dass der ursprünglich vorhandenen dünnen Haut wiederholentlich neue concentrische Schichten auf der Innenseite angelagert werden, so dass also jedesmal die innerste Schicht die jüngste sein müsste. Die Schichtung der Haut schien auf diese Weise ungemein einfach erklärt, und die chemische Differenzirung dicker Häute schien diese Vorstellung noch ganz besonders zu unterstützen. Allein die grössere Leistungsfähigkeit der neueren Mikroskope zeigt eine Thatsache, die vollkommen entscheidend gegen die Appositionstheorie spricht; zunächst zeigt sich, wie wir gesehen haben, die Schichtung verdickter Zellen nicht als eine Auseinanderlegung gleichartiger, sondern als ein Wechsel ungleichartiger Schichten. Aus Gründen, die hier nicht erörtert werden können, darf man schon schliessen, dass diese Wechsellagerung wasserreicher und wasserarmer Schichten überhaupt nicht der Ausdruck einer Apposition, vielmehr nur der einer inneren Differenzierung der schon gebildeten Haut sein kann; entscheidend ist aber die Thatsache, dass auf der Innenseite jeder Zellhaut und zu jeder Zeit eine dichte, wasserarme Schicht liegt; fände das Dickenwachsthum durch successive Anlagerung von Schichten statt, so müsste abwechselnd bald eine dichte und bald eine weiche Schicht die innerste, jüngste sein, was aber nicht der Fall ist. Auch das Wachsthum solcher Verdickungsmassen, welche nach aussen vorspringen, wie die Kämme und Stacheln der Pollenkörner u. s. w. kann nur durch Intussusception, nicht durch Apposition erklärt werden.

---

1) Sehr leicht und schon bei schwächeren Vergrösserungen zu sehen ist die Streifung an den grossen Markzellen der Wurzelknollen von Dahlia, an den Haaren der Opuntien, an Valonia utricularis; an isolirten Holzzellen von Pinus, an Bastfasern u. s. w. meist erst bei sehr starker Vergrösserung; eines der am längsten bekannten Beispiele sind die mit Erweiterungen und Verengerungen versehenen Bastzellen der Apocyneen (Mohl: veget. Zelle. Fig. 27).

Das Wachsthum durch Einlagerung kann nur in der Art gedacht werden, dass aus dem Protoplasma eine wässerige Lösung zwischen die Moleküle der Zellhaut (durch Diffusion) eindringt. Was für eine Lösung diess ist, kann gegenwärtig mit Bestimmtheit nicht gesagt werden, wahrscheinlich enthält sie irgend ein Kohlehydrat, welches sich leicht in Zellstoff umwandelt. Diese Substanz bildet nun zwischen den Molekülen der Zellhaut neue feste Moleküle von Zellstoff. Der Wachsthumsvorgang selbst sowie die beschriebene innere Structur der Zellhaut und gewisse Erscheinungen, welche das polarisirte Licht in ihr hervorruft, ebenso die Quellung der Haut, führen zu dem Schluss, dass sie aus festen Molekülen von bestimmter Form besteht, deren jedes mit einer Wasserhülle umgeben und von den Nachbarmolekülen getrennt ist; je wasserreicher eine Zellhautschicht oder eine Streifungslamelle ist, desto kleiner sind, nach den von Nägeli[1]) aufgestellten Grundsätzen, die festen Moleküle, desto zahlreicher und dicker die Wasserhüllen derselben. — Aus dem Gesagten folgt also, dass ein gewisses Quantum Wasser zum Wachsthum und zur inneren Organisation der Zellhaut ebenso unentbehrlich ist, wie der Zellstoff selbst; man kann dieses Wasser in demselben Sinne als Organisationswasser bezeichnen, wie man von dem Krystallwasser spricht; so wie dieses zum Aufbau vieler Krystalle, so ist jenes zur Structur der Zellhaut unentbehrlich. Es ist übrigens, wie wir sehen werden, eine Eigenschaft aller organisirten Gebilde, dass sie, wenigstens so lange sie wachsen, Organisationswasser enthalten, eben weil sie sämmtlich durch Intussusception wachsen.

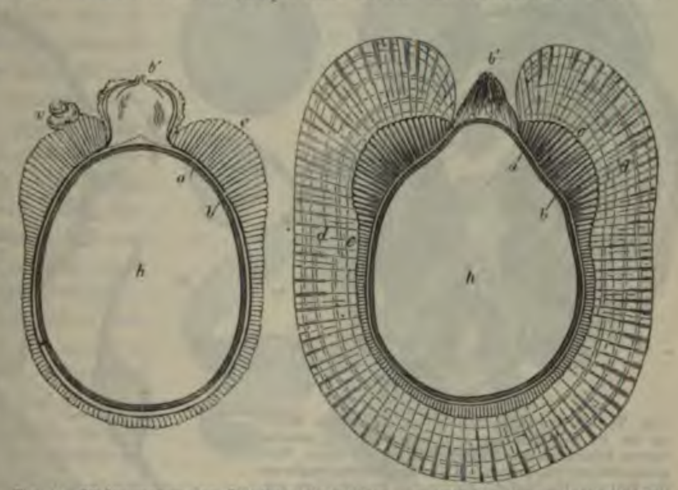


Fig. 35. Makrosporen von Pilularia globulifera, im optischen Längsdurchschnitt; links eine noch unreife Spore, der die äusserste gallertartige Zellhautschicht noch fehlt, die bei der reifen Spore rechts vorhanden ist; die beiden äusseren Zellhautschichten der letzteren (*c* und *d*) haben prismatische Structur angenommen, die besonders bei *c* sehr deutlich hervortritt; bei *d* ist gleichzeitig eine Schichtung schwach angedeutet. Von der Fläche gesehen erscheinen die Prismen als Areolen; die Grenzflächen der Prismen sind bei der entsprechenden Hautschicht von Marsilia salvatrix fester und cuticularisirt, wodurch sie das Ansehen einer Bienenwabe erhält. (Vergl. Johannes Hanstein, Berliner Monatsber. 6. Febr. 1862. Fig. 17 und II. Buch Rhizocarpeen.)

Nach dem bisher Mitgetheilten ist leicht ersichtlich, dass die concentrische Schichtenbildung einer durch Intussusception wachsenden Zellhaut wesentlich verschieden ist von der wiederholten Zellhautbildung um einen und denselben Protoplasmakörper; es werden auf diese Weise in einander geschachtelte Zellhäute erzeugt, die aber nicht als Schichten einer Zellhaut betrachtet werden dürfen. Dieser Vorgang ist sehr allgemein bei der Bildung der Pollenkörner der Phanerogamen: innerhalb derjenigen Schichtencomplexe der Zellhaut, welche man als Specialmutterzellen zu bezeichnen pflegt, bildet jeder Protoplasmakörper um sich eine neue Zellhaut, bevor die Mutterzellhaut zerstört wird (Fig. 36).

Die Erneuerung der Haut einer Zelle kann aber auch dadurch herbeigeführt werden,

---

1) Die Theorie des Wachsthums der Zellhaut (wie aller organisirten Gebilde) durch Intussusception wurde von Nägeli begründet, zuerst in seiner grossen Arbeit über die Stärkekörner (1858). Vergl. auch Sachs, Handbuch der Experimentalphysiologie der Pflanzen § 114.

dass äussere Schichtencomplexe kein weiteres Wachsthum mehr erfahren, während innere Schichten derselben Haut durch Intussusception sich vergrössern. So ist die Zellhaut der Sporen und Pollenkörner ursprünglich ein durch Einlagerung wachsendes Ganzes; durch



Fig. 36. Pollenmutterzelle von Cucurbita Pepo; *sg* die in Auflösung begriffenen äusseren gemeinsamen Schichten der Mutterzelle, *sp* die sogen. Specialmutterzellen, bestehend aus Schichtencomplexen der Mutterzelle, welche die jungen Pollenzellen umgeben; auch sie werden später aufgelöst; *ph* die Haut der Pollenzelle, ihre Stachel wachsen nach aussen und durchbohren die Specialmutterzelle; *v* halbkugelige Zellstoffablagerungen an der Pollenzellhaut, aus denen sich später die Pollenschläuche bilden; *p* der contrahirte Protoplasmakörper der Pollenzelle (das Präparat war durch Zerschneiden einer seit Monaten in absolutem Alkohol liegenden Anthere gewonnen. 550).



Fig. 37. *A* ein keimendes Pollenkorn von Cucurbita Pepo, welches einen Pollenschlauch *sp* in eine Narbenpapille *np* hineintreibt. Die Zellenhaut des Pollenkorns besteht aus einer cuticularisirten Exine (*e*) und einer fortbildungsfähigen Intine (*i*); die letztere ist an bestimmten Stellen sehr verdickt, (*B*, *i*); auf jeder Verdickungsmasse bildet die Exine einen runden Deckel (*d*); wenn das Korn sich zur Keimung vorbereitet, so quellen die dicken Stellen der Intine, sich umstülpend, heraus und heben die Deckelstücke der Exine ab; aus einer oder zweien dieser Verdickungsmassen bilden sich Pollenschläuche (550).

nachträgliche innere Differenzirung bilden sich Schichtencomplexe (Schalen) von verschiedenem chemischem und physikalischem Verhalten: die äussere feste cuticularisirte Schale (das Exosporium, Exine) bleibt später unverändert, sie wird als Hülle abgeworfen, während ein innerer Schichtencomplex (das Endosporium im einen, die Intine im andern Falle) bei der Keimung der Sporen und Pollenkörner ein neues Wachsthum beginnt. Aehnlich ist der Vorgang bei manchen Fadenalgen (Rivularieen und Scytonemeen), wo nach und nach eine grosse Zahl von in einander geschachtelten Zellhäuten gebildet wird, indem von Zeit zu Zeit die älteren Schichtencomplexe zu wachsen aufhören und von dem fortwachsenden Faden durchbrochen werden, indem derselbe neue Zellhautschichten bildet (Vergl. Nägeli und Schwendener: das Mikroskop II. p. 551). Es bedarf kaum der Erwähnung, dass derartige Erscheinungen dem Wachsthum der Zellhaut durch Intussusception nicht widersprechen, sondern nur besondere Modificationen des Zellenlebens überhaupt darstellen.

e) Differenzirung der Zellhaut in chemisch und physikalisch verschiedene Schichtencomplexe oder Schalenbildung.

Sehr junge und dünne, noch in raschem Wachsthum begriffene Zellhäute, sowie auch

viele ältere sind in ihrer ganzen Dicke aus sogenanntem reinem Zellstoff gebildet, d. h. sie sind von Wasser leicht durchdringbar, wenig dehnsam und quellbar, sehr elastisch, farblos, in Schwefelsäure löslich; mit Iod und Schwefelsäure, durch Iodchlorzink, selten mit Iodlösungen allein (Sporenschläuche der Flechten) nehmen sie intensiv blaue Färbung an. Neben diesen gemeinsamen Eigenschaften können sie, je nach der Natur der Zelle, noch manche besondere Reactionen zeigen. So verhalten sich unter den älteren ausgewachsenen Zellen die meisten saftreichen dünnwandigen Parenchymzellen höherer Pflanzen, viele dickwandige Algenzellen und, mit Ausnahme der Bläuung durch Iod und Schwefelsäure und Iodchlorzink, auch die meisten Pilz- und Flechtenfäden.



Fig. 38. Pollen von Thunbergia alata (550). *I* und *II* in concentrirter Schwefelsäure, *IV, V, VII* ebenso nach Auflösung der Intine; zuweilen verlaufen die Spalten der Exine so, dass hierbei isolirte Stücke derselben abfallen, entsprechend den Deckeln der Exine anderer Pollenkörner, z. B. von Cucurbita. — *III* in Iodchlorzinklösung, optischer Durchschnitt, *VI* in starker Kalilösung: *e* Exine, *i* Intine. — Die Spalten der Exine entstehen offenbar durch nachträgliche innere Differenzirung, ähnlich wie bei der Bildung der Elateren aus der sogen. Specialmutterzelle der Sporen von Equisetum (vergl. II. Buch, Equiseten).

Bei stärker verdickten Zellen (selten bei ziemlich dünnen, z. B. manchen Korkzellen) zeigen ganze Schichtencomplexe ein chemisch und physikalisch verschiedenes Verhalten, so dass die Zellhaut in zwei bis mehr Schalen[1]) eingetheilt erscheint, deren jede selbst wieder zahlreiche Schichten und die beschriebene Streifung zeigen kann. Bei frei liegenden eines Schutzes bedürftigen Zellen (Pollen, Sporen) oder solchen, die selbst zum Schutze anderer Gewebe da sind (Kork), ist eine äussere, mehr oder minder dicke Schale jeder Zellhaut verkorkt oder cuticularisirt; sind die Zellen dazu bestimmt, ein festes Gerüst oder Gehäuse zu bilden (Holzzellen), so sind äussere Schichtencomplexe verholzt; in anderen Fällen dagegen sind die äusseren Schichten, seltener die inneren verschleimt. Gewöhnlich ist in allen drei Fällen eine innere Schicht der Haut vorhanden, welche die oben genannten »Zellstoffreactionen« erkennen lässt, während die verkorkten und verholzten Schalen der Zellhaut nach vorgängiger Behandlung mit Alkalien oder mit Salpetersäure in den Stand gesetzt werden, jene Reaction ebenfalls zu zeigen; die verschleimten Schichten sind dessen meist unfähig.

Manche der hier einschlägigen morphologischen Verhältnisse finden ihre Erörterung erst bei der Betrachtung der Gewebebildung, auch trete ich hier in eine Charakteristik der chemischen Verhältnisse der Zellhaut nicht ein; die hier angegebenen Reactionen sollen nicht eigentlich chemische Erkennungsmittel sein, sondern nur die morphologische Differenzirung erkennen lassen. Die Beschreibung einiger Beispiele wird den Anfänger hinreichend orientiren.

---

1) Es dürfte sich gewiss empfehlen, den Ausdruck »Schichten« nur in dem unter d) erörterten Sinne zu brauchen, wobei es nur auf eine regelmässig wechselnde Differenz des Wasserreichthums ankommt, wie bei den Streifungslamellen; dann aber muss man für die hier betrachteten Bildungen einen anderen Namen haben; der Ausdruck »Schalen« scheint mir durchaus entsprechend.

Der Pollen von Thunbergia alata (Fig. 38) zeigt, dass die verschiedene Ausbildung zweier Schichtencomplexe einer Haut so weit gehen kann, dass die cuticularisirte Schicht (hier Exine genannt) sich von der nicht cuticularisirten, noch wachsthumsfähigen Schale (hier als Intine bezeichnet) wirklich trennen lässt, wodurch sie durch vorgebildete Spalten meist in ein oder zwei Schraubenbänder zerreisst. Künstlich kann diess herbeigeführt werden, wenn man diese Pollenkörner in concentrirte Schwefelsäure oder Kalilösung legt; die Exine färbt sich alsdann sehr schön roth, während die Intine im ersten Fall sich auflöst und im zweiten Fall ein wenig quillt und farblos bleibt. Auch bei der Keimung vieler Sporen (z. B. Spirogyra, Laubmoose u. a.) wird das cuticularisirte Exosporium von dem sich weiter entwickelnden Endosporium völlig getrennt und abgestreift; ihrer Entwickelung nach sind beide aber, der Exine und Intine des Pollenkornes entsprechend, nur Schichtencomplexe einer Zellhaut, die eine verschiedene chemisch-physikalische Beschaffenheit haben.

Bei den Epidermiszellen trifft die Cuticularisirung entweder eine Schale der Aussenwandung, oder sie greift in die Seitenwandungen ein, wie es z. B. in ganz exquisiter Weise an der Unterseite der Blattnerven von Ilex Aquifolium zu sehen ist. Behandelt man einen sehr dünnen Querschnitt (Fig. 39 *A*) mit Iodchlorzinklösung und wendet eine sehr starke Vergrösserung (800) an, so erscheint jede Epidermiszellhaut aus zwei Schalen zusammengesetzt, deren innere, weichere, quellungsfähigere (*c*) sich dunkelblau färbt, während eine äussere Schale diese Farbe nicht annimmt. Diese letztere zeigt sich aber selbst noch aus zwei chemisch verschiedenen Lagen gebildet: einer inneren (*b*), welche sich gelb färbt und zwischen die Zellen seitlich eindringt (*b'*), und einer äusseren, welche farblos bleibt (*a*) und continuirlich über die Zellen hinläuft (die sogen. echte Cuticula); zwischen beiden bemerkt man noch eine Grenzzone, die sich bei bestimmter Einstellung des Mikroskops wie ein Schatten hinzieht. Sowohl die Innenschale, welche sich blau färbt, als die cuticularisirte Substanz sind aus mehreren Schichten in dem unter d) genannten Sinne gebildet; jede umfasst einen Schichtencomplex. An der letzteren tritt ausserdem noch die radiale lamellöse Structur (Streifung) deutlicher hervor, wie Fig. 39 *A* bei *a b* zeigt; diese radialen Linien sind nicht, wie man früher glaubte, Poren, sondern die Queransichten von Lamellen; dieselben sind in Fig. 39 *B*, *s*, einer Flächenansicht der Cuticula, als Streifen zu sehen, die, der Länge der Blattnerven folgend, über die Querwände der Zellen (*q*) hinziehen.



Fig. 39. Epidermis der Blattmittelnerven von Ilex aquifolium; *A* Querschnitt, *B* Flächenansicht von aussen (siehe den Text).

Ein Beispiel stark verholzter und in drei Schalen eingetheilter Zellwände findet man in den dunkelbraunwandigen Sclerenchymzellen, welche die festen Bänder zwischen den Gefässbündeln im Stamm von Pteris aquilina (Fig. 40) zusammensetzen. Die sehr dicke Wandung zwischen zwei Zellen enthält eine mittlere, harte, tiefbraun gefärbte Lamelle (*a*); auf diese folgt jederseits eine hellbraune, mehr hornartige Schale (*b*); sie umschliesst eine dritte, ebenfalls hellbraune Schale. Durch Kochen in Salpetersäure mit chlorsaurem Kali wird die erste (*a*) aufgelöst, die Zellen daher isolirt (vergl. Fig. 30), die beiden anderen Schalen der Wand (*b* und *c*) bleiben bei dieser Mazeration erhalten, werden aber entfärbt; dabei zeigt sich die Schicht *c* zusammengesetzt aus einigen wasserreichen und wasserarmen Schichten (Fig. 30 *C*, *c*). Auch bei der Behandlung mit concentrirter Schwefelsäure verhalten sich die drei Schalen verschieden; *a* wird dunkelrothbraun und quillt nicht oder nur wenig auf; *b* quillt in radialer Richtung, wird dicker; *c* quillt in radialer, tangentialer und longitudinaler Richtung (vergl. Fig. 40 *C*, *c* und *D*, *c*); an Querschnitten reisst *c* von *b* ab,

und windet sich wurmartig (*C*), an Längsschnitten wird es wellig hin- und hergebogen (*D*).

An den echten Holzzellen, z. B. bei Pinus sylvestris (Fig. 26 *A*) unterscheidet man ebenfalls gewohnlich drei Schalen; eine mittlere (Fig. 26 *A*, *m*), eine darauf folgende dickere (*z*), eine innere (*i*); die beiden ersteren färben sich mit Iodlösungen und mit Iod und Schwefelsäure gelb, die innerste mit dem letzteren Reagens blau; *z* und *i* werden in concentrirter Schwefelsäure aufgelöst, und die Mittellamelle *m* bleibt übrig; auch hier beruht die Isolirbarkeit der Zellen auf dem Umstand, dass die Mittellamelle *m* durch Kochen in Salpetersäure mit chlorsaurem Kali aufgelöst wird; die isolirten Zellen bestehen also nur noch aus den beiden inneren Schalen. — Bei vielen Holzzellen (Libriformfasern Sanio's) bilden innere Verdickungsschichten eine Schale von knorpeliger, gallertartiger Consistenz (so z. B. im Holz vieler Papilionaceen).



Fig. 40. Pteris aquilina, Structur des braunwandigen Sclerenchyms im Stamm (550). *A* frischer dünner Querschnitt, *B* die Längswand zwischen zwei Zellen, frisch (am unteren Ende ein gewundener Tüpfelcanal); *C* Querschnitt in concentr. Schwefelsäure, *D* Längsschnitt der Wandung in Schwefelsäure: *a* die mittlere Lamelle der Wand, *b* zweite Schale, *c* dritte, innere Schale der Haut; *p* Porencanäle, *l* Lumen der Zelle.

Wenn die äusseren Schichten von gewebeartig verbundenen Zellen gallertartig oder schleimig werden, so verwischt sich leicht die Grenzlinie derselben, und es kann den Anschein gewinnen, als ob die von der inneren nicht verschleimten Schale umschlossenen Zellen in einer homogenen Gallert, als Grundmasse, eingebettet lägen; diese letztere ist es, welche früher vorzugsweise zu der Theorie der »Intercellularsubstanz« Anlass gab, worauf wir noch zurückkommen. Dieses Verhalten findet sich im Gewebe mancher Fucaceen, aber auch im Endosperm von Ceratonia Siliqua (Fig. 41); *cc* sind die ganz verschleimten und verschwommenen äusseren Zellhautschichten der Zellen *a*, deren innere Schicht als stark lichtbrechende Schale erscheint. Im trockenen Zustand ist die verschleimte Masse fast hornig, sie quillt in Wasser mit Kalilösung stark auf; mit Iod und Schwefelsäure färbt sie sich nicht, die scharf begrenzte Schicht wird blau. — Auch an frei liegenden Zellen können zahlreiche Hautschichten eine schleimartige Schale bilden, die bei den Sporen von Pilularia (Fig. 35) und Marsilia besonders schön ausgebildet ist. In der Sporenfrucht dieser Pflanzen sind gewisse Parenchymmassen vorhanden, deren Zellhäute auf der Innenseite verschleimen; trocken sind die verschleimten Massen fest und hornig, nehmen aber so viel Wasser auf, dass sie ihr Volumen um das Mehrhundertfache steigern und die Fruchtschale sprengen (II. Buch, Rhizocarpeen). Auf einer ähnlichen Verschleimung innerer Zellhautschichten, während eine äussere, dünne und cuticularische Schale resistent bleibt, beruht auch die Bildung des Lein- und Quittensamenschleimes. Die verschleimten



Fig. 41. Durchschnitt des Endosperms von Ceratonia Siliqua.

inneren Verdickungsmassen der Samenepidermis ziehen das Wasser der Umgebung mit grosser Gewalt an, quellen damit stark auf, und indem sie die nicht quellungsfähige Cuticula zerreissen, treten sie bei Gegenwart von wenig Wasser als hyaline Schicht den Samen umhüllend hervor, um sich bei reichlicher Wasserzufuhr mehr und mehr als dünner Schleim zu diluiren. Aehnliches findet sich bei manchen anderen Samen, wie der Teesdalia undicaulis, der Plantago Psyllium, so wie in den Samenhaaren der Ruellien, den Fruchtschalen von Salvia. — Der Traganthgummi besteht aus verschleimten Mark- und Markstrahlzellen des Astragalus creticus, A. Tragacantha und anderer Arten; wenn die Häute dieser Zellen verschleimen und durch reichliche Wasserzufuhr aufquellen, so dringen sie als schlüpfrige Masse aus Stammspalten hervor, um ausserhalb zu einer hornigen, quellungsfähigen Masse zu vertrocknen. — Uebrigens können Pflanzenschleime auch auf andere Weise entstehen[1]).

f) Unverbrennliche Einlagerungen kommen in jeder Zellhaut vor; Kalk und Kieselsäure lassen sich direct nachweisen; es ist aber kaum zweifelhaft, dass auch Kali, Natron, Magnesia, Eisen, Schwefelsäure u. a. in kleinen Mengen vorkommen. Mit dem Alter nimmt die Einlagerung von Kalksalzen und Kiesel zu. Die Einlagerung kann in zweierlei Art stattfinden; gewöhnlich geschieht es so, dass die kleinsten Theilchen der unverbrennlichen Substanz regelmässig zwischen die Moleküle der organischen Zellhautsubstanz eingelagert sind, was man daraus erkennt, dass nach dem Glühen die Asche in der organisirten Form der Zellhaut (als Skelet) zurückbleibt; ausserdem können aber Kalksalze in Form zahlreicher sehr kleiner Krystalle in der Haut enthalten sein; sie liegen dann in der Zellhautsubstanz selbst eingebettet, zuweilen in besonderen Wucherungen derselben, welche in den Zellraum vorspringen und als Cystolithen bezeichnet werden (vergl. §. 10).

Skelete von in schwachen Säuren löslicher Substanz[2]) (gewöhnlich als Kalk betrachtet) werden durch Verbrennung sehr dünner Gewebeschichten auf Glas oder Platinblech gewonnen; sie kommen so allgemein vor, dass es unnöthig ist, Beispiele anzuführen; von ganzen Gefässzellen erhielt ich bei Cucurbita Pepo schöne Kalkskelete. — Kieselskelete erhält man am häufigsten aus Epidermiszellen und den Diatomaceen; doch kommen auch im Innern der Gewebe verkieselte Häute vor [Blätter von Ficus Sycomorus, Fagus sylvatica, Quercus suber, Deutzia scabra, Phragmites communis, Ceratonia Siliqua, Magnolia grandiflora u. a. nach H. v. Mohl[3])]. Die Verkieselung trifft gewöhnlich nicht die ganze Dicke der Zellhaut, sondern nur eine äussere Schale derselben, so bei Epidermiszellen die cuticularisirten Theile. Um schöne Skelete zu gewinnen, ist es nöthig, die abgezogene Epidermis oder dünne Schnitte zuvor mit Salpetersäure oder Salzsäure auszulaugen und sie dann auf Platinblech zu verbrennen. Ich habe eine andere Methode noch viel bequemer gefunden; ich lege grössere Stücke des Gewebes (z. B. von Grasblättern, Equisetenstengeln u. s. w.) auf Platinblech in einen grossen Tropfen concentrirte Schwefelsäure und erhitze über der Flamme; die Säure wird sofort schwarz, es erfolgt eine heftige Gasbildung; man glüht so lange, bis nur die reine, weisse Asche übrig bleibt. Diess tritt hier sehr bald ein, während das Einäschern sonst meist sehr zeitraubend ist und oft keine ganz farblosen Skelete liefert. (Ueber die der Zellhaut zuweilen eingelagerten Krystalle vergl. unten §. 11.)

---

1) Vergl. ferner Frank: über die anatom. Bedeutung und die Entstehung der veget. Schleime. Jahrb. f. wiss. Bot. V. 1866.

2) Die in der Asche vorkommenden Salze sind z. Th. Verbrennungsproduct. Kohlensaure Salze können durch Verbrennung von pflanzensauren Salzen entstanden sein. Da eine starke Glühhitze nöthig ist, so können leicht flüchtige Chloride (Kochsalz, Chlorkalium) aus der Asche verschwunden sein; u. s. w.

3) H. v. Mohl: über das Kieselskelet lebender Pflanzenzellen in: Botan. Zeitung 1861. Nr. 30 ff. — Rosanoff: Botan. Zeitg. 1871. Nr. 44, 45.

§ 5. **Protoplasma und Zellkern**[1]. Nachdem bereits im Vorausgehenden die Bedeutung des Protoplasmas als des eigentlichen lebendigen Leibes der Zelle hinreichend hervorgehoben worden ist, soll hier nur noch das Nöthige über seine chemische und physikalische Beschaffenheit, sowie über seine Structur und Bewegungen mitgetheilt werden. Das Protoplasma besteht aus einem Gemenge von (wahrscheinlich verschiedenen) Eiweissstoffen mit Wasser und geringen Quantitäten unverbrennlicher Stoffe (Asche). In den meisten Fällen enthält es, wie man aus physiologischen Gründen schliessen darf, noch beträchtliche Mengen anderer organischer Verbindungen, die wahrscheinlich den Reihen der Kohlehydrate und Fette angehören. Diese Beimengungen sind in unsichtbarer Form in seiner Masse vertheilt, nicht selten aber schliesst es sichtbare körnige Bildungen von Stärke und Fetten ein, die aber eher oder später verschwinden, oder sich mehren können. Sehr gewöhnlich ist das lebhaft vegetirende Protoplasma, welches an und für sich farblos und hyalin ist, durch zahlreiche kleine Körnchen getrübt, die wahrscheinlich aus kleinen Fetttröpfchen bestehen. — Das Protoplasma, wie es gewöhnlich vorgefunden wird, darf daher als wirkliches Protoplasma mit wechselnden Beimengungen verschiedener bildungsfähiger Stoffe (Metaplasma nach Hanstein) betrachtet werden. — Die Consistenz des Protoplasmas ist in verschiedenen Fällen und bei demselben Protoplasmakörper zu verschiedenen Zeiten sehr variabel. Häufig erscheint es als eine weiche, plastische, zähe, unelastische, sehr dehnsame Masse; in andern Fällen ist es mehr gallertartig, zuweilen steif, brüchig (in Keimen ruhender Samen), sehr häufig aber macht es äusserlich den Eindruck einer Flüssigkeit. Alle diese Zustände rühren wesentlich von der Quantität des aufgenommenen Wassers her. So gross aber auch die Wassermenge und dem entsprechend die Aehnlichkeit mit einer Flüssigkeit sein mag, **so ist das Protoplasma doch niemals eine Flüssigkeit**, selbst die gewöhnlichen teigigen, schleimigen, gallertartigen Zustände anderer Körper können mit ihm nur ganz äusserlich verglichen werden. Denn das lebende und lebensfähige Protoplasma ist mit inneren Kräften und dem entsprechend mit einer inneren und äusseren Veränderlichkeit ausgestattet, welche jedem anderen bekannten Gebilde fehlen; die in ihm thätigen Molecularkräfte können nicht ohne Weiteres mit denen irgend einer anderen Substanz verglichen werden[2]. Die Fähigkeit des Protoplasmas, durch in ihm selbst frei werdende Kräfte bestimmte äussere Formen anzunehmen und diese zu verändern, so wie seine Fähigkeit, chemisch und physikalisch verschiedene Substanzen nach bestimmten Gesetzen abzuscheiden, ist die nächste Ursache der Zellbildung und jedes organisatorischen Vorgangs.

Das in Lebensthätigkeit begriffene, meist wasserreiche Protoplasma zeigt einerseits einer innere Differenzirung seiner Substanz in Schichten und Portionen

---

1) H. v. Mohl: Botan. Zeitg. 1844, p. 273, und 1855, p. 689. — Unger: Anatomie und Physiologie der Pflanzen. 1855, p. 274. — Nägeli: Pflanzenphysiol. Untersuchungen. Zürich. Heft I. — Brucke: Wiener akad. Berichte. 1861, p. 408 ff. — Max Schultze: über das Protoplasma der Rhizopoden und Pflanzenzellen. Leipzig 1863. — De Bary: die Mycetozoen. Leipzig 1864. — Hofmeister: die Lehre von der Pflanzenzelle. Leipzig 1867. — Hanstein: Sitzungsberichte d. niederrh. Ges. in Bonn. 19. Dec. 1870.

2) Weiteres hierüber siehe im III. Buch und in meinem Handbuch der Experimentalphysiol. Leipzig 1865. §. 116.

von verschiedener Consistenz und chemischer Beschaffenheit; andererseits nimmt es bestimmte Gestalten an, es umgrenzt sich mit Flächen von bestimmter, meist sehr veränderlicher Form.

Die innere Differenzirung des Protoplasmas macht sich ganz allgemein dadurch geltend, dass eine äussere, hyaline, wie es scheint festere, meist sehr dünne Schicht die innere Masse umgiebt, doch so, dass beide in innigster Continuität bleiben. Jede Portion eines Protoplasmakörpers umgiebt sich, wenn sie isolirt wird, sofort mit einer solchen »Hautschicht«. Ebenso allgemein ist es, dass im Innern sich ein Quantum des flüssigen Saftes, der seine Substanz überall durchtränkt, in Form von Tropfen (Vacuolen) aussondert; ist das Protoplasma in einer wachsenden Zelle enthalten, so vergrössern sich diese Vacuolen in dem Maasse, wie die Zelle wächst, und der Protoplasmakörper wird zu einem mit wässrigem Saft erfüllten Sacke. Eine der häufigsten inneren Differenzirungen des jungen, sich als besonderes Individuum constituirenden Protoplasmakörpers macht sich durch die Bildung des Zellkernes bemerklich. Die Substanz desselben ist anfänglich mit der übrigen Protoplasmasubstanz gemengt, und seine Bildung ist wesentlich nichts Anderes, als die Ansammlung gewisser Protoplasmatheilchen um ein Centrum, welches meist auch das Centrum des ganzen Protoplasmakörpers ist. Einmal vorhanden, kann der Zellkern (dessen chemische Beschaffenheit, soweit die Beobachtungen reichen, der des Protoplasmas überhaupt noch sehr nahe steht), sich schärfer abgrenzen, er kann selbst eine »Hautschicht« bilden, auch in ihm können Vacuolen und körnige Bildungen (die Kernkörperchen) sich aussondern. Der Zellkern bleibt aber immer ein Theil des Protoplasmakörpers; er ist ihm immer eingebettet; sehr häufig löst er sich nach kurzem Bestande im Protoplasma wieder auf, d. h. seine Substanz vermengt sich mit diesem (z. B. bei Zellen, die sich mehrmals theilen, wie auf Seite 14; in den Schläuchen der Characeen verschwindet der Kern für immer, wenn die Strömung des Protoplasmas beginnt). — Eine ebenfalls sehr häufige Differenzirung der Substanz des Protoplasma besteht darin, dass sich einzelne Portionen desselben, unter Abgrenzung in bestimmter Form, grün färben und die Chlorophyllgebilde darstellen, die gleich dem Zellkern nicht nur aus dem Protoplasma entstehen, sondern auch immer als Theile des Protoplasmakörpers fortbestehen. Da sie indessen eine eingehendere Betrachtung erfordern, so sollen sie hier nur erwähnt sein; der folgende Paragraph ist ihnen speciell gewidmet.

Die äussere Gestaltung des Protoplasmas zu einem bestimmt geformten Körper kann auf zwei Fälle zurückgeführt werden: entweder streben die einzelnen kleinsten Theile desselben, sich concentrisch um einen gemeinsamen Mittelpunct zu gruppiren, oder aber es findet eine innere Bewegung statt, welche dahin führt, den Protoplasmakörper nach irgend einer Richtung hin zu verlängern, die centripetale Anordnung aufzuheben. Jenes tritt im Allgemeinen bei der Bildung neuer Zellen, dieses bei dem Wachsthum derselben ein.

Die Bewegungen der kleinsten Theile der Protoplasmas, welche die Gruppirung und Gestaltung desselben bei der Zellbildung und dem Zellwachsthum vermitteln, sind gewöhnlich so langsam, dass sie selbst bei sehr starken Vergrösserungen nicht gesehen werden. Viel raschere und bei sehr starken Vergrösserungen sogar rapid erscheinende Bewegungen finden in bereits geformten Zellen, mehr oder weniger unabhängig vom Wachsthum, diesem vorausgehend (wie bei den

Schwärmsporen) oder ihm nachfolgend, statt. An das Aeusserliche der Erscheinung sich haltend, kann man folgende Formen derartiger Bewegungen unterscheiden: A) Bewegungen nackter, hautloser Protoplasmakörper. 1) Das Schwimmen der Schwärmsporen und Spermatozoiden: es ist dadurch charakterisirt, dass der nackte Protoplasmakörker, die Schwärmspore und das Spermatozoid seine äussere Form nicht ändert, während bewegliche schwingende Cilien, die selbst wahrscheinlich dünne Protoplasmafäden sind, Rotation um die Längsaxe und zugleich eine fortschreitende Bewegung im Wasser bewirken. — 2) Amöbenbewegung; sie besteht in lebhaften Veränderungen der äusseren Umrisse nackter Protoplasmagebilde, der Myxoamöben und Plasmodien, die unter Wasser oder an der Luft auf einen festen, feuchten Körper gestützt, wie fliessend, schiebend und ziehend hinkriechen; innerhalb der Hauptmasse, wie der aus ihr hervortretenden Fortsätze findet »strömende« Bewegung statt. — B) Bewegungen des Protoplasmas innerhalb der Zellhaut; sie tritt ein, nachdem der Protoplasmakörper der Zelle einen grösseren Saftraum gebildet hat und dauert häufig nach Aufhören des Wachsthums der Zelle bis zum Lebensende desselben fort. 3) Als Circulation bezeichnet man die Bewegungen, wenn von dem wandständigen Protoplasma ausgehend Stränge und Bänder zu dem den Kern umhüllenden Protoplasma hinlaufen, oft frei durch den Saftraum ausgespannt; man unterscheidet dabei Massenbewegungen grösserer Protoplasmaportionen und »strömende« Bewegung der Substanz in diesen selbst; jene bestehen in Anhäufung oder Verminderung des Wandbeleges bald hier, bald dort, Wanderungen des kernhaltigen Klumpens nach verschiedenen Richtungen und dem entsprechend verschiedener Gruppirung der Stränge; innerhalb dieser Gebilde des Zellenleibes selbst finden »Strömungen« statt, die an der Bewegung der eingeschlossenen Körnchen sichtbar werden; oft in entgegengesetzter Richtung innerhalb desselben dünnen Stranges. In Zellen niederer und höherer Pflanzen, welche reich an Protoplasma und Saft, aber arm an körnigen Einschlüssen sind, ist die Cirkulation eine sehr verbreitete Erscheinung, besonders deutlich in den Haaren. 4) Rotation nennt man die Bewegung dann, wenn die ganze Masse des einen Saftraum einschliessenden Protoplasmas an der Zellwand wie ein dicker in sich selbst geschlossener Strom sich hinbewegt und die in ihm enthaltenen Körnchen und Körner mit fortführt. So bei manchen Wasserpflanzen: Characeen, Vallisneria, Wurzelhaare von Hydrocharis u. a.

a. Das Protoplasma zeigt zweierlei Zustände, die man als den lebenden und todten unterscheiden darf; der erstere wird durch die verschiedensten chemischen und mechanischen Eingriffe in den letzteren übergeführt; die Reactionen des lebenden Protoplasmas gegen chemische Reagentien sind wesentlich andere, als die des todten, was allerdings nur dann wahrzunehmen ist, wenn die Reagentien nicht momentan auch die Tödtung herbeiführen. Lösungen verschiedener Farbstoffe, z. B. wässerige Lösungen von Blüthenfarben und Fruchtsäften, besonders auch schwach essigsaures Cochenilleextract vermögen das lebende Protoplasma nicht zu färben[1]; ist dieses aber vorher getödtet oder wird es durch dauernden Einfluss dieser Reagentien selbst seines lebensfähigen Zustandes beraubt, so nimmt es verhältnissmässig noch mehr Farbstoff als Lösungsmittel in sich auf; die ganze Substanz färbt

1) Dem entsprechend ist auch in lebenden Zellen mit farbigem Saft das Protoplasma und der Kern ungefärbt; in anderen Fällen ist dagegen das Protoplasma durch einen in Wasser löslichen Farbstoff tingirt, der sich nicht im Zellsaft vorfindet (Florideen, Blüthen von Compositen, letzteres nach Askenasy).

sich viel intensiver als die dargebotene Lösung; ähnlich wirken Auflösungen von Iod in Wasser, in Alkohol, in Iodkalium und Glycerin; sie bewirken sämmtlich eine gelbe bis braune Färbung des Protoplasmas, welche gesättigter ist, als die der Lösung selbst. — Wird Protoplasma zuerst mit Salpetersäure behandelt, der Ueberschuss dieser durch Wasser entfernt und Kalilösung zugesetzt, so färbt es sich tief gelb; mit einer Lösung von Kupfervitriol durchtränkt und dann mit Kali behandelt, wird es schön dunkelviolett. — Wasserarmes Protoplasma mit viel concentrirter englischer Schwefelsäure behandelt, färbt es schön rosenroth, ohne anfangs seine Form zu verändern; später schwindet diese Farbe sammt der Form, es zerfliesst. — Verdünnte Kalilösung (zuweilen auch Ammoniakflüssigkeit) lösen das Protoplasma auf oder zerstören wenigstens seine Form und machen es homogen durchsichtig. Lässt man dagegen Zellen mit charakteristisch geformtem Protoplasma in einer concentrirten Kalilösung liegen, so erhält sich die Form selbst wochenlang, es zerfliesst aber sofort auf Zusatz von Wasser. — Alle diese Reagentien sind in ihrer Gesammtheit zugleich charakteristisch für die echten Eiweissstoffe, wie Casein, Fibrin, Albumin, und man ist eben deshalb berechtigt anzunehmen, dass derartige Stoffe immer im Protoplasma enthalten sind. — Wenn in saftreichen Zellen der Protoplasmasack sehr dünn wird, so gewinnt er eine grössere Resistenz, er widersteht den genannten Lösungsmitteln mehr oder minder lange. — Auch in anderer Beziehung verhält sich das Protoplasma den Eiweisstoffen gleich; durch Erwärmung wasserreichen Protoplasmas auf mehr als 50° C. wird es getödtet, trüb, starr, es macht den Eindruck der Gerinnung; ähnlich wirken Alkohol, verdünnte Mineralsäuren. — Gegen alle Färbungs-, Lösungs-, Gerinnungsmittel verhält sich der Kern dem wasserreichen, lebenskräftigen Protoplasma gleich, oder er zeigt sich empfindlicher als dieses, zumal in jungen Zellen; in älteren kann er wohl auch resistenter sein.

Allen protoplasmatischen Gebilden liegt wahrscheinlich eine Substanz zu Grunde, welche farblos, homogen, ohne sichtbare Körnchen ist; sie allein sollte vielleicht den Namen Protoplasma führen oder doch als Grundsubstanz des Protoplasmas unterschieden werden. Die feinen Körnchen, welche ihr so oft beigemengt sind, und die Manche für etwas Wesentliches hielten, sind wahrscheinlich feinzertheilte assimilirte Nahrungsstoffe, welche im Protoplasma eine weitere chemische Umsetzung finden; von jenen feinsten und feinen Körnchen bis zu den grösseren und grössten, welche deutlich als Fett und Stärke zu erkennen sind, giebt es alle Uebergänge. Homogenes, körnchenfreies Protoplasma findet man in den Cotyledonen ruhender Keime von Helianthus, in den Primordialblättern derer von Phaseolus; aus ihm bildet sich später Chlorophyll; hier ist das Protoplasma sehr wasserarm; aber auch das höchst wasserreiche rotirende in den Zellen von Vallisneria ist körnchenfrei, nur Zellkern und Chlorophyllkörner sind in ihm zu erkennen; bei der Entwickelung der Sporen von Equisetum (Fig. 10) sondern sich die feineren Körnchen wiederholt von dem homogenen Protoplasma, um sich in ihm wieder zu vertheilen. In manchen Fällen ist es aber mit körnigen und gefärbten Stoffen so überladen, dass man die farblose, hyaline Grundsubstanz nicht mehr unterscheidet, so z. B. bei den Eiern von Fucus (Fig. 2), den Zygosporen der Spirogyren (Fig. 6), bei vielen Sporen und Pollenkörnern[1]). In den Reservestoffbehältern trockener Samen (z. B. Cotyledonen der Erbse, Bohne) ist das Protoplasma oft selbst in kleine rundliche Körner zusammengezogen, zwischen denen die Stärkekörner liegen; dieser Zustand des Protoplasmas wird weiter unten noch berührt werden.

b) Hautschicht, Vacuolen, Bewegung. Nackte Protoplasmakörper, wie die Plasmodien der Myxomyceten, manche Schwärmsporen, z. B. die von Vaucheria, lassen die »Hautschicht« bei hinreichender Vergrösserung als hyalinen Saum erkennen; bei den Schwärmsporen von Vaucheria ist dieser im optischen Durchschnitt deutlich radial gestreift, ähnlich wie manche Zellhäute; dasselbe fand Hofmeister (Handbuch I, p. 25) bei Plasmodien

---

1) J. Hanstein bezeichnet die dem echten Protoplasma beigemengten und vielfachen Veränderungen unterliegenden Stoffe in ihrer Gesammtheit als »Metaplasma« (Botan. Zeitg. 1868, p. 710).

von Aethalium. Wahrscheinlich ist diese Hautschicht nichts Anderes als die reine, körnchenfreie Grundsubstanz des Protoplasmas selbst, die auch den ganzen Körper darstellt, nur dass die weiter nach innen liegenden Partieen mit Körnchen und Körnern durchsetzt sind; es folgt diess daraus, dass bei den amöbenartigen Bewegungen der Plasmodien die neuen Ausläufer immer zuerst von der Hautschicht allein dargestellt werden; erst wenn sie an



Fig. 42. *B* bis *G* Protoplasma aus einem verletzten Schlauch von Vaucheria terrestris langsam in Wasser austretend in verschiedenen auf einander folgenden Zuständen, in Zwischenräumen von etwa 5 Minuten. *h* die Zellhaut des zerrissenen Schlauches: *i* der noch im Schlauch befindliche Theil des Protoplasmas; *a* in *B*, *C*, *D*, *F* eine sich abtrennende Protoplasmakugel, vacuolenbildend, dann zerfliessend (in *F*); *b* ein Zweig des Protoplasmas, der die Masse *b'* absondert, diese in *D* isolirt, in *F* zerflossen; *c* und *c'* verhält sich ähnlich; *G* zeigt die weiteren Veränderungen des Theiles *c''* in *F*. — *A* ein frisch ausgetretener Protoplasmaklumpen, sphärisch gerundet, die Chlorophyllkörner liegen sämmtlich innen, hyalines Protoplasma umhüllt das Ganze als Hautschicht.

Masse zunehmen, tritt die innere körnige Substanz in sie ein; noch deutlicher tritt diess bei dem aus verletzten Vaucheriaschläuchen in Wasser austretenden Protoplasmamassen hervor, die oft sofort zu Kugeln sich abrunden, nicht selten aber die amöbenartige Bewegung der Plasmodien selbst ½—1 Stunde lang zeigen (Fig. 42). Diese Deutung der Hautschicht hindert keineswegs, dass sie dichter ist als die innere, mehr wasserreiche Substanz. Dass die Cohäsion in jedem Protoplasmakörper von aussen nach innen abnimmt, folgt aus der leichtern Beweglichkeit der innern Masse, was zumal bei den Plasmodien hervortritt, aber auch aus der Bildung der Vacuolen, die offenbar darauf beruht, dass ein Theil des im Protoplasma vorhandenen Wassers sich an inneren Puncten sammelt und hier endlich Tropfen bildet, was eine Ueberwindung der Cohäsion an diesen Puncten voraussetzt. Die hier vertretene Ansicht, wonach die hyaline, homogene Grundsubstanz selbst an jeder freien Bewegungsfläche des Protoplasmas als körnchenfreie Hautschicht auftritt, stimmt vollkommen mit der Annahme, dass auch jede Vacuole in einem soliden Protoplasmakörper, ebenso jeder durch

den Saftraum hinlaufende Protoplasmastrang, endlich auch die Innenseite des den Saftraum umschliessenden Protoplasmasackes von einer Hautschicht begrenzt wird, wenn dieselbe auch so dünn ist, dass sie selbst bei starken Vergrösserungen nicht gesehen wird.[1])

Ist das Protoplasma nicht in einer Zellhaut eingeschlossen, so pflegen die Vacuolen klein und nicht zahlreich zu sein; bildet es dagegen eine Zellhaut und wächst die Zelle stark, so geschieht diess immer mit einer Vermehrung und Vergrösserung der Vacuolen (Fig. 1); nicht selten führt diess zu einem schaumartigen Zustand des Protoplasmas, wo die Vacuolen nur durch dünne Protoplasmalamellen noch getrennt sind (Fig. 43 *A*); in anderen Fällen aber zertheilt sich die innere Protoplasmamasse einer Zelle in kleinere Portionen, deren jede eine grosse Vacuole einschliesst, die von einer dünnen Protoplasmahaut umgeben ist (Fig. 43 *B*, *b*); es sind diess die so häufig vorkommenden »Saftbläschen«, die zuweilen Chlorophyll- und andere Körner umschliessen und so Zellen ähnlich werden (nicht selten im Fleisch beerenartiger Früchte, in Geweben mit schleimigen Säften). — Wenn die stark wachsende Zelle kein neues Protoplasma bildet, d. h. wenn ihr Protoplasmakörper nicht entsprechend ernährt wird, so tritt in dem Maasse, als der Umfang der Zelle zunimmt, die Saftmasse sich vermehrt, die Quantität des Protoplasmas zurück, und nicht selten bildet es einen direct nicht sichtbaren dünnen Sack, der zwischen Zellhaut und Zellsaft liegt, jene wie eine dünne Tapete auskleidend; erst durch Wasser entziehende Mittel, welche den Protoplasmasack (Primordialschlauch Mohl's) durch Contraction desselben von der Zellhaut ablösen, wird er sichtbar (Fig. 43. *C*, *p*). Die Bedeutung dieses dünnwandigen Protoplasmasackes, sein Zustandekommen durch Vermehrung und Vergrösserung der Vacuolen in einem anfangs soliden Protoplasmakörper, kann dem Leser nach Allem in § 1, 2 und 3, so wie nach Vergleichung von Fig. 1 mit Fig. 43 nicht mehr zweifelhaft sein.

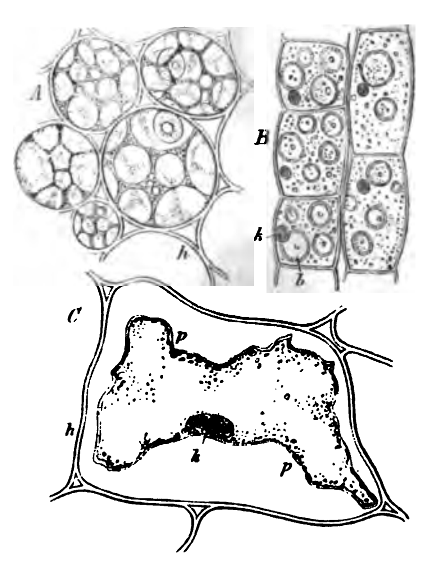


Fig. 43. Formen des in Zellen enthaltenen Protoplasmas. *A* und *B* von Zea Mais; *A* Zellen aus der ersten Blattscheide einer Keimpflanze, *B* aus dem ersten Internodium derselben. *C* aus der Knolle von Helianthus tuberosus, nach Einwirkung von Iod und verdünnter Schwefelsäure. — *h* Zellhaut, *k* Zellkern, *p* Protoplasma.

In jüngeren Zellen, wo das Protoplasma noch eine dickere Schicht bildet, oder wo es ein von Vacuolen durchsetztes Netz darstellt, scheint seine Substanz, vielleicht mit Ausnahme der äussersten an der Zellhaut liegenden Schicht, immer in »strömender« Bewegung begriffen zu sein, die aber gewöhnlich sehr langsam ist. Bei vielen ausgewachsenen und grossen Zellen wird dieser Zustand permanent, wenn sie nicht zur Aufspeicherung assimilirter Stoffe dienen und der Protoplasmakörper hinreichend ernährt wird, um bei der Ausdehnung der Zelle nicht auf eine blosse dünne Haut herabzusinken. Zieht sich die ganze Protoplasmamasse an die Wand zurück, eine einzige grosse Vacuole (den Saftraum der Zelle) einschliessend, so können die Protoplasmatheilchen sämmtlich nach einer Richtung hingleitend, einen continuirlichen breiten, die Zelle umkreisenden Strom bilden (Rotation), der immer so gerichtet ist, dass er den längsten Weg um den Zellraum beschreibt (Nägeli); Beispiele finden sich bei den Characeen, bei vielen anderen untergetauchten Wasserpflanzen, wie Vallisneria, Ceratophyllum, Hydrilleen,

1) Vergl. Hanstein: die Bewegungserscheinung des Zellkerns u. s. w. Sitzungsberichte der niederrh. Ges. Bonn, 19. Dec. 1870, p. 224.

Wurzelhaare von Hydrocharis; der kugelige Zellkern, wenn er noch vorhanden ist (bei den Characeen verschwindet er bald), wird von der Strömung mit fortgeführt. Der einen grossen Saftraum umschliessende Protoplasmakörper kann aber auch netzartig vertheilte, leistenförmige Hervorragungen besitzen, deren Substanz nach verschiedenen Richtungen hin strömt; hierbei kann der Zellkern relativ ruhen und gewissermassen das Centrum der Bewegung bilden, oder er wird mit fortgeführt; derartige Fälle finden sich in den Haaren der Landpflanzen häufig genug (Brennhaare von Urtica urens, Sternhaare von Althaea rosea); die strömenden Protoplasmastränge können aber auch den Saftraum der Zelle durchsetzen, nicht selten (z. B. Spirogyra, Haare von Cucurbita) ist der Zellkern alsdann in der Mitte desselben gelegen und von einem Protoplasmaklumpen umhüllt; die Stromfäden verbinden diesen mit dem die Zellhaut auskleidenden Protoplasmasack. Diese durch

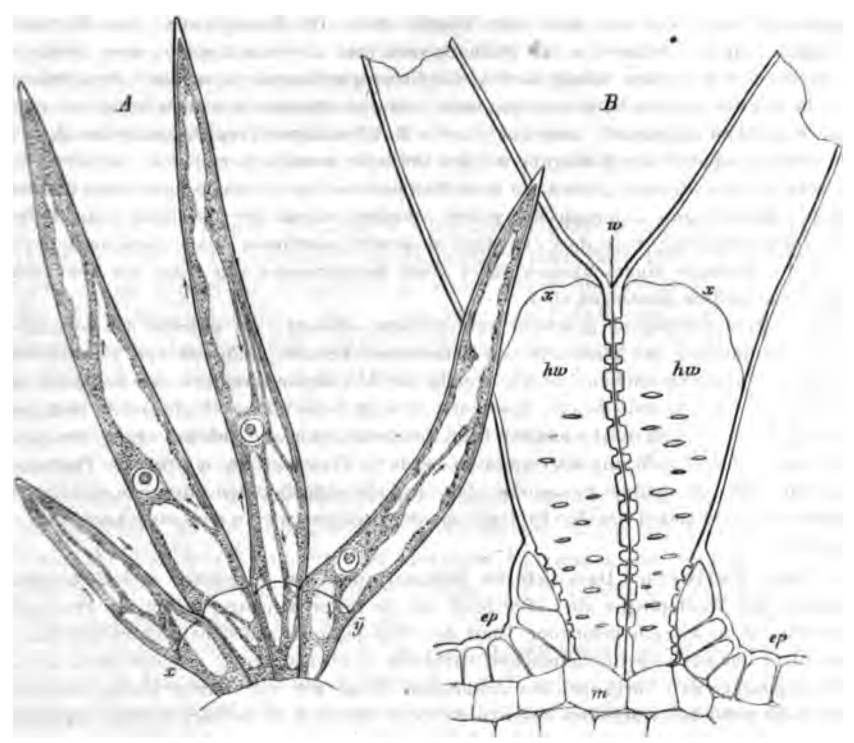


Fig. 41. *A* Sternhaar auf dem Kelch der jungen Blüthenknospe von Althaea rosea; am Protaplasmasack jeder Zelle liegen dickere Protoplasmaportionen, welche in strömender Bewegung (durch die Pfeile angedeutet) begriffen sind. — *B* Epidermis *ep* mit dem Basalstück eines ausgewachsenen Sternhaares, den Bau der Wandung zeigend (550)

den Saftstrom frei ausgespannnten Stränge oder Stromfäden mögen anfangs wohl aus den dünnen Protoplasmalamellen entstehen, welche in jüngeren rasch wachsenden Zellen die benachbarten Vacuolen noch trennen; wenn diese schliesslich zu einem einzigen Saftraume zusammenfliessen, mögen die dickeren Partien jener Lamellen (Fig. 1 *B*) als Stränge persistiren, ein mehr oder minder unregelmässiges Netz bildend, welches anfangs noch der Lage und Grösse der nun zusammengeflossenen Vacuolen entspricht, später aber bei weiterem Wachsthum der Zelle und vermöge der inneren Bewegungen des ganzen Protoplasmaköpers Verzerrungen und gänzliche Umgestaltung erleidet. Ausserdem treten aber auch neue Stränge auf, indem sich leistenförmige Partieen (»Falten«) aus dem peripherischen Plasma oder selbst an dickeren Strängen erheben und sich endlich ablösen, wobei gleich anfangs

beide Enden des neuen Stranges mit dem übrigen Protoplasmakörper verbunden sind bleiben (die neuen Stränge wachsen nicht wie Zweige mit einem freien Ende hervor. H stein l. c. p. 221). Ebenso verschwinden einzelne Fäden, indem sie, beide Enden in V bindung mit dem übrigen System behaltend, mit anderen Portionen des Protoplasmakör verschmelzen. Die Stränge bilden mit den kernhaltigen centralen und den die Zellw auskleidenden Protoplasmamassen ein zusammenhängendes System, dessen einzelne P tieen sich gegen einander verschieben können.

Neben diesen Verschiebungen grösserer Protoplasmaportionen einer mit Circulation gabten Zelle, in deren Folge das Wandplasma sich bald hier, bald dort mehr anhäuft vermindert, der kernhaltige Plasmaklumpen im Zellraum umherwandert und die Gru rung und Form der Stränge sich entsprechend umgestaltet, wird aber noch eine an Bewegungsform bei starken Vergrösserungen sichtbar, die mit jenen gewiss ursächlich bunden ist, ohne dass man aber sagen könnte: wie. Im Wandplasma, dem kernhalt Klumpen, am deutlichsten in den Strängen sieht man die sehr kleinen, dem Protopla eingestreuten Körnchen, häufig auch kleine Chlorophyllkörner in »strömender« Beweg welche bei der starken Vergrösserung sogar reissend schnell erscheinen kann; es ist d jedoch nicht zu übersehen, dass bei einer z. B. 500maligen Vergrösserung der Zelle a die Geschwindigkeit der Bewegung auf das 500fache gesteigert erscheint. Innerhalb ei oft sehr dünnen Stranges gleiten die Körnchen nicht selten in entgegengesetzten Richtun neben einander hin. Chlorophyllkörnchen scheinen oft auf der Oberfläche dünner Str sich fortzuschieben; man darf es jedoch als gewiss annehmen, dass auch sie in der S stanz des Stranges eingeschlossen, aber stark hervorragend von einer nur sehr dün Lamelle derselben überzogen sind.

Jene Massenbewegung grösserer Protoplasmaportionen, auf welcher die verschied innere Gruppirung des plasmatischen Zellenleibes beruht, kann mit den Verschiebun der Körpermasse verglichen werden, welche bei den nackten Amöben den äusseren Um verändert und ihre kriechende Bewegung erzeugt; bei dem circulirenden Protopla hindert die feste Zellhaut die äussere Umrissänderung wie die Ortsbewegung des Gan der grosse innere Saftraum aber gestattet ähnliche Verschiebungen grösserer Portionen Inneren. Die »strömende« Bewegung, die durch die eingebetteten Körnchen sichtbar w findet im kriechenden nackten Protoplasma der Amöben wie in dem eingekapselten ci lirenden statt.

c) **Der Zellkern.** Dass sich der Zellkern, der den Muscineen und Gefässpflan niemals, den Thallophyten aber öfter fehlt, als ein Differenzirungsproduct des Protoplas darstellt, d. h. als ein geformter Theil des Protoplasmas selbst betrachtet werden m geht nicht nur aus seinem chemischen Verhalten (s. oben unter a), sondern auch aus se Betheiligung an den Vorgängen der Zellbildung (vergl. § 3) zur Genüge hervor und bra hier nicht mehr besonders bewiesen zu werden. Dagegen ist hervorzuheben, dass er, mal gebildet, einen charakteristisch geformten Theil der Zelle darstellt, der bis zu ei gewissen Grade seine eigene Entwickelung besitzt. Anfangs ist der Kern immer ein ho gener rundlicher Körper von protoplasmatischer Substanz; später wird seine Oberfl fester, ohne dass sie indessen als besondere Haut sich darstellt; im Inneren treten gew lich 1—2, zuweilen mehr grössere Körnchen auf, die sogen. Kernkörperchen, die aber n selten ganz fehlen. Meist erlangt der Zellkern bei seiner Entstehung in der jungen Z schon seine bleibende Grösse, oder doch nahezu, sein Wachsthum ist niemals dem Zelle proportional; in jungen Gewebezellen (Fig. 1) nimmt er meist einen grossen T des Zellraumes ein, in ausgewachsenen ist seine Masse gegen die der ganzen Zelle schwindend klein. Gewöhnlich bleibt eine weitere Ausbildung auch bei der schärf Umgrenzung durch eine festere Aussenschicht, der Bildung von kleinen Vacuolen und K körperchen stehen; nur selten wächst er längere Zeit, es sammelt sich mehr Vacuo flüssigkeit im Inneren; seine Substanz kann schaumig werden, und es kommt sogar dass dieselbe strömend sich bewegt, im Inneren der festeren Hüllschicht sich eine Circ

tion wie in einer Zelle herstellt.[1] Der Zellkern bleibt immer von der Substanz des Protoplasmas eingeschlossen; wird dieses vacuolig oder nimmt es den beschriebenen Zustand der Circulation an, so bleibt der Kern von einer Hülle oder einem dickeren Klumpen von Protoplasma umhüllt, welche durch die zwischen den Vacuolen liegenden Lamellen, resp. durch die Stromfäden mit dem wandständigen Protoplasmasack in Verbindung steht. Den Verschiebungen und Wanderungen der ihn einschliessenden Protoplasmaportion folgt der Zellkern anscheinend passiv; er erleidet unter dem Druck und Zug der beweglichen Masse sogar Formänderungen, die unter den Augen des Beobachters vorübergehen. »Während der Bewegung«, sagt Hanstein (l. c. p. 226) treffend, »sind und bleiben die Plasmabänder ... sehr straff gespannt, so dass die Kernhülle von denselben zu scharfen Ecken ausgezogen wird. Es sieht aus, als werde der Kern (sammt seiner Hülle nämlich) wie ein Fahrzeug zwischen rings gespannten Tauen herum bugsirt. Indem aber während dieses Bugsirens die Bänder selbst ihre Richtung und Gestalt wechseln, muss selbstverständlich die Kernhülle, sofern jene aus dieser entspringen, ihre Form ebenfalls ändern. Aber nicht allein die Kernhülle thut es, sondern auch der Kern selbst. Derselbe ist während der Zeit seiner Wanderung niemals kugelförmig, oder von ähnlicher regelmässiger Form, sondern unregelmässig länglich und zwar meist in der Richtung seines jeweiligen Weges gestreckt.« Diese Gestaltveränderung des Kerns wird auch an der Verschiebung des Kernkörperchens innerhalb seiner Masse kenntlich.

§ 6. Die Chlorophyllkörper und ähnliche protoplasmatische Gebilde.[2] Der im Pflanzenreich so allgemein verbreitete grüne Farbstoff, das Chlorophyll, ist immer an bestimmt geformte Theile des Protoplamakörpers der betreffenden Zellen gebunden; diese grüngefärbten Protoplasmaportionen können im Gegensatze zu dem Farbstoff selbst, durch den sie tingirt sind, als Chlorophyllkörper bezeichnet werden. Jeder Chlorophyllkörper besteht demnach aus mindestens zwei Stoffen, dem Farbstoff und dem protoplasmatischen Träger desselben; wird jener durch Alkohol, Aether, Chloroform, Benzin, ätherische oder fette Oele ausgezogen, so bleibt dieser farblos zurück. Der Farbstoff selbst ist in jedem Chlorophyllkörper nur in verschwindend kleiner Menge enthalten, nach seiner Entfernung behält die protoplasmatische Grundmasse nicht nur ihre Form, sondern auch ihr früheres Volumen. Die letztere ist immer ein solider, weicher, höchstens kleine Vacuolen enthaltender Körper, in welchem der Farbstoff überall (zuweilen ungleichförmig) verbreitet ist.

Die Chlorophyllkörper entstehen in den jungen Zellen durch Sonderung des Protoplasmas in farblose und in ergrünende, sich scharf abgrenzende Portionen. Der Vorgang kann so aufgefasst werden, dass in dem anfangs homogenen Protoplasma kleinste Theilchen von etwas verschiedener Natur verbreitet sind oder erst entstehen, die sich dann an bestimmten Stellen sammeln und als gesonderte Massen auftreten. Die so entstandenen Chlorophyllkörner bleiben dem farblosen Protoplasma immer eingebettet, ähnlich wie der Zellkern, niemals stehen sie in unmittelbarer Berührung mit dem Zellsaft, sie sind vielmehr allseitig von dem farblosen Protoplasma umhüllt. Die chemischen und physikalischen Eigenschaften

---

1) In jungen Haaren von Hyoscyamus niger nach A. Weiss in Sitzungsber. der kaiserl. Akad. der Wiss. Wien 1866, Bd. LIV, Juliheft.

2) H. v. Mohl: Bot. Zeitg. 1855. No. 6 und 7. — A. Gris: Ann. des sc. nat. Ser. IV. T. VII. 1857, p. 179. — Sachs: Flora 1862, p. 129. 1863, p. 193. — Sachs: Handbuch der Experim. Physiol. der Pflanzen. Leipzig 1865, § 87. — Hofmeister: die Lehre von der Pflanzenzelle. Leipzig 1867, § 41. — Kraus: Jahrb. f. wiss. Bot. VIII, 1871, p. 131.

lassen bestimmt erkennen, dass ihre farblose Grundsubstanz ein dem Protoplasma durchaus ähnlicher Körper ist. Dem entsprechend betragen sich auch die Chlorophyllkörper immer als integrirende Theile des Protoplasmas, was zumal bei der Theilung chlorophyllhaltiger Zellen, bei der Conjugation, der Schwärmsporenbildung u. s. w. hervortritt. Die einmal entstandenen Chlorophyllkörper aber wachsen, und wenn sie rundliche Formen besitzen, so können sie sich durch Theilung vermehren. Beides scheint immer von dem Wachsthum des gesammten Protoplasmakörpers abzuhängen, in welchem sie eingelagert sind.

Die Formen der Chlorophyllkörper zeigen nur bei den Algen eine grössere Mannigfaltigkeit; hier kommt es vor, dass der ganze Protoplasmakörper mit Ausschluss einer äussersten Schicht (Hautschicht) oder dieser und einzelner Stellen homogen grün erscheint (viele Schwärmsporen, Palmellaceen, Flechtengonidien); oder die Chlorophyllkörner nehmen die Form von sternartigen Figuren an (z. B. Zygnema cruciatum Fig. 45), oder sie bilden mehrere im Querschnitt der Zelle als Stern erscheinende Lamellen (Closterium u. a.), oder gerade oder schraubiggewundene Bänder (Spirogyra). Bei den meisten Algen, allen Moosen und Gefässpflanzen aber sind die Chlorophyllkörper gerundete oder polygonale um ein in ihnen selbst liegendes Centrum gesammelte Massen; sie werden als Chlorophyllkörner bezeichnet; gewöhnlich sind ihrer sehr viele in einer Zelle enthalten, zuweilen jedoch nur einige verhältnissmässig grosse (Selaginella) und in einem der einfachst gebauten Lebermoose (Anthoceros) findet sich nur ein Chlorophyllkorn, welches den Zellkern einschliesst, daher bei der Theilung der Zellen in entsprechender Weise sich betheiligt.



Fig. 45. Eine Zelle von Zygnema cruciatum mit zwei sternförmigen Chlorophyllkörpern, welche im Innern der Zelle schweben; sie sind durch eine farblose Protoplasmabrücke verbunden, in welcher ein Zellkern liegt; die Strahlen, welche die Verbindung mit dem wandständigen Sack herstellen, werden schon etwa in der Mitte farblos. In jedem der beiden Chlorophyllkörper liegt ein grosses Stärkekorn (550).

Mit äusserst seltenen Ausnahmen entstehen in der homogenen, soliden Substanz der Chlorophyllkörper **Stärkekörner**; wo jene besondere Formen haben, an bestimmte Stellen vertheilt (vergl. z. B. Fig. 5); in den gewöhnlichen Chlorophyllkörnern treten sie im Innern mehr oder minder zahlreich auf. Sie werden zuerst als Puncte gesehen, werden immer grösser und können schliesslich den Raum des Chlorophyllkorns so ausfüllen, dass die grüne Substanz nur noch einen feinen Ueberzug auf dem herangewachsenen Stärkekorn darstellt; selbst dieser kann unter Umständen (alte, gelbe Blätter von Pisum sativum, Nicotiana) verschwinden, und es liegen dann in der (protoplasmaleeren) Zelle an Stelle der Chlorophyllkörner die Stärkeeinschlüsse derselben. Zuweilen treten im Innern der Chlorophyllsubstanz auch Oeltropfen auf (z. B. in den Bändern der Spirogyren), und hin und wieder werden körnige Einschlüsse von unbekannter Natur beobachtet. — Alle diese in den Chlorophyllkörpern entstehenden Gebilde sind aber keine constanten Theile derselben; ihre Entstehung und ihr Verschwinden hängt gänzlich von der Beleuchtung, der Temperatur und anderen Umständen ab; auch die Entstehung der Chlorophyllkörper selbst ist an diese Lebensbedingungen gebunden, auf deren Darlegung wir aber erst im III. Buch zurückkommen, wo sich zeigen wird, dass das Chlorophyll zu den wichtigsten Elementargebilden gehört, dass zumal die Einschlüsse desselben seine Assimilationsproducte sind. Diese

und zahlreiche andere rein physiologische Verhältnisse des Chlorophylls können erst dort behandelt werden. Eher oder später werden im normalen Lauf der Dinge die Chlorophyllkörper wieder aufgelöst; am augenfälligsten geschieht diess bei der Vorbereitung der Blätter höherer Pflanzen zum Abfallen derselben, z. B. im Herbst bei unseren einheimischen Bäumen und Sträuchern. Hier wird die

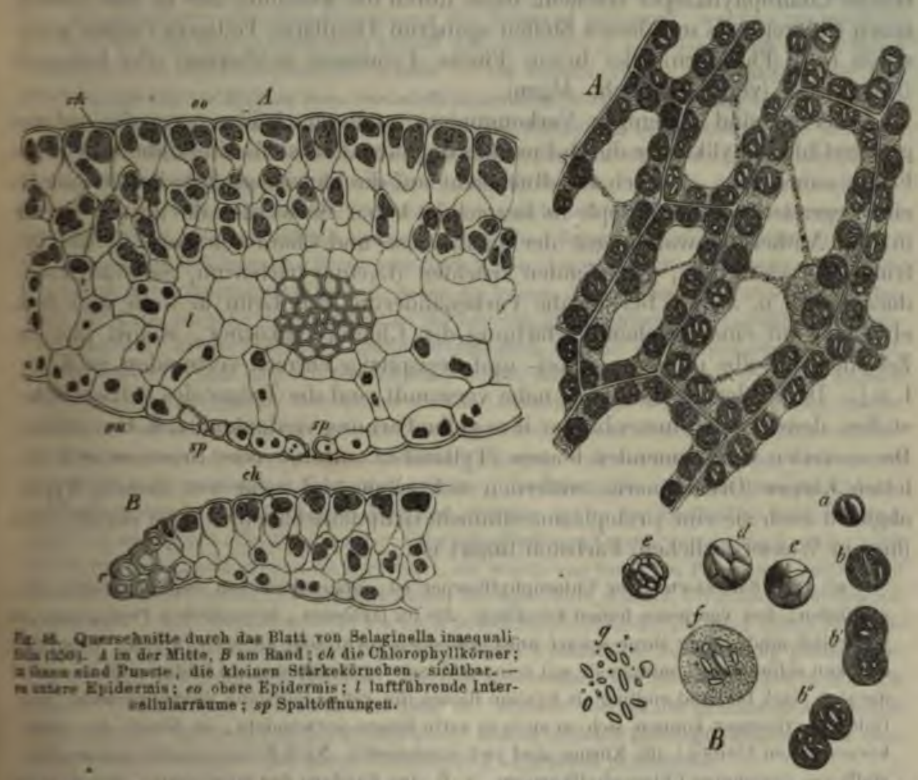


Fig. 46. Querschnitte durch das Blatt von Selaginella inaequalifolia (550). A in der Mitte, B am Rand; ch die Chlorophyllkörner; in diesen sind Puncte, die kleinen Stärkekörnchen, sichtbar. — eu untere Epidermis; eo obere Epidermis; l luftführende Intercellularräume; sp Spaltöffnungen.

Fig. 47. Chlorophyllkörner von Funaria hygrometrica (550). A Zellen eines ausgewachsenen Blattes von der Fläche gesehen; die wandständigen Chlorophyllkörner liegen in einer Protoplasmaschicht, in welcher auch der Zellkern eingelagert ist; die Chlorophyllkörner enthalten (weiss gelassene) Stärkekörnchen. B einzelne Chlorophyllkörner mit ihren Stärkeeinschlüssen: a ein junges, b ein älteres, b' und b'' in Theilung begriffen; c, d, e alte Chlorophyllkörner, deren Stärkeeinschlüsse den Raum des Chlorophylls einnehmen; f ein junges, in Wasser aufgequollenes Chlorophyllkorn; g dasselbe nach längerer Einwirkung des Wassers; das Chlorophyll ist zerstört, die Stärkeeinschlüsse zurückgeblieben.

ganze Protoplasmamasse und mit ihr die Chlorophyllkörper aus den Zellen der zum Abfall bestimmten Blätter aufgelöst und in die perennirenden Theile übergeführt; die dabei stattfindenden Erscheinungen sind sehr verschieden, schliesslich aber bleibt in den mit Wasser und oft mit spiessigen Krystallen erfüllten Zellen eine Anzahl gelber glänzender Körnchen zurück, die keine Aehnlichkeit mit Chlorophyll haben; sind die abfallenden Blätter roth, so rührt diess von einem im Saft gelösten Stoffe her; aber auch hier sind die gelben Körnchen vorhanden.

Nicht immer ist das Vorhandensein von Chlorophyll in den Geweben an der Färbung der Organe mit blossem Auge zu erkennen. Zuweilen enthalten die chlorophyllführenden Zellen selbst einen rothen Saft, in anderen Fällen wird das

grüne Gewebe der Blätter durch eine mit rothem Saft versehene Epidermis bedeckt (Atriplex hortensis, jüngere Pflanzen); hier genügt es, die gefärbte Epidermis abzuziehen, um das grüne Gewebe zu erkennen. Bei Algen und Flechten aber kommt es vor, dass der Chlorophyllkörper der Zelle selbst neben dem grünen Farbstoff einen rothen, blauen, gelben (in Wasser löslichen) Stoff enthält; der frische Chlorophyllkörper erscheint dann durch die Mischung des in ihm enthaltenen Chlorophylls mit diesen Stoffen spangrün (Oscillaria, Peltigera canina u. a.), schön roth (Florideen) oder braun (Fucus, Laminaria saccharina) oder ledergelb (Diatomeen) (vergl. II. Buch, Algen).

Hiervon sind diejenigen Vorkommnisse zu unterscheiden, wo die anfangs grünen Chlorophyllkörner durch Umänderung ihres Farbstoffs eine rothe oder gelbe Farbe annehmen, was ich mit Rücksicht auf die physiologischen Leistungen als eine Degradation des Chlorophylls bezeichnet habe. So werden die grünen Körner in den Antheridienwandungen der Laubmoose und Characeen zur Zeit der Befruchtung schön roth, in reifenden Früchten (Lycium barbarum, Solanum Pseudocapsicum u. a. m.) beruht die Farbenänderung aus Grün in Gelb und Roth ebenfalls auf einer solchen Verfärbung der Chlorophyllkörner, womit hier ein Zerfallen derselbe in eckige, zwei- und dreispitzige Formen verbunden ist (Kraus l. c.). Den Chlorophyllkörnern nahe verwandt sind die Träger des gelben Farbstoffes, denen viele Blumenblätter ihre gelbe Färbung verdanken (z. B. Cucurbita). Die zuweilen vorkommenden blauen (Tyllandsia amoena) oder braunen und violetten Körper (Orchis morio) entfernen sich schon viel mehr von diesem Typus, obgleich auch sie eine protoplasma-ähnliche Grundlage haben, welche durch einen (hier in Wasser löslichen) Farbstoff tingirt ist.

a) Die Substanz der Chlorophyllkörper ist, abgesehen von den genannten Einschlüssen, frei von jenen feinen Körnchen, die im farblosen, beweglichen Protoplasma so verbreitet sind; trotz ihrer scharf umschriebenen Form sind sie sehr weich, beim Zerdrücken schmierig; kommen sie mit reinem Wasser in Berührung, so bilden sich Vacuolen, die sich stark blähend endlich als hyaline Blasen die grüne Substanz durchbrechen; junge Chlorophyllkörner können sich so auch in zarte Blasen verwandeln, in denen die Stärkekörner liegen bleiben; alte Körner sind viel consistenter. Nach Extraction des grünen Farbstoffs aus geeigneten Chlorophyllkörpern, z. B. den Bändern der Spirogyren, den Körnern von Allium Cepa, ist die zurückbleibende farblose Grundsubstanz derselben resistenter (geronnen) und zeigt alle früher genannten Reactionen des Protoplasmas.

b) Die Entstehung der Chlorophyllkörper ist bis jetzt nur an den körnigen Formen direct beobachtet werden; sie kann mit dem Vorgang der freien Zellbildung einigermaassen verglichen werden; um gegebene Bildungsmittelpunkte innerhalb des Protoplasmas sammeln sich kleinste Theile desselben und bilden scharf umschriebene Massen; liegen die Bildungscentra weit entfernt von einander, so runden sich die Chlorophyllkörner (Haare von Cucurbita), liegen sie aber nahe beisammen und werden die Körner gross, so erscheinen sie gleich anfangs polygonal, als ob sie durch Druck sich gegenseitig abplatteten; der Vorgang macht dann ungefähr den Eindruck wie bei der Bildung zahlreicher kleiner Zoosporen in einem Sporangium von Achlya (Fig. 9. *A*), nur dass hier immer farbloses Protoplasma zwischen den ergrünenden Portionen liegen bleibt (wandständige Chlorophyllkörner der Blätter der Phanerogamen). Ist während der Chlorophyllbildung ein Protoplasmaklumpen um den centralen Zellkern gesammelt, so entstehen die Chlorophyllkörner oft in dessen Nähe, sie können dann mit dem strömenden Protoplasma in der Zelle herumwandern oder nachträglich bestimmte Positionen annehmen; bei Fadenalgen mit Spitzenwachsthum (Vaucheria, Bryopsis) bilden sie sich in dem farblosen Protoplasmakörper des fortwachsen-

den Schlauchendes und bleiben dann an der Wand liegen. In der reifen Spore von Osmunda regalis umgiebt das Chlorophyll den Zellkern in Form amorpher, wolkiger Massen, die sich aber bei der Keimung als ovale Körner aussondern, anfangs schwach, später scharf begränzt (Kny); in den chlorophyllbildenden Zellen der Keimblätter der Phanerogamen (Cotyledonen von Helianthus annuus, Primordialblätter von Phaseolus, Knospen der austreibenden Knollen von Helianthus tuberosus u. m. a.) bemerkt man anfangs ein bestimmt geformtes, körnchenfreies, hyalines Protoplasma der Zellwand anliegend, welches bei weiterer Entwickelung die Chlorophyllkörner bildet; hier erscheint es zuweilen so, als ob die Masse in polyedrische Stücke zerschnitten würde. — Die Gestaltung der Chlorophyllkörner fällt nicht immer mit der Bildung ihres Farbstoffs zusammen, sie können anfangs farblos (Vaucheria, Bryopsis nach Hofmeister) oder gelb sein (bei mangelhaft beleuchteten oder sich entwickelnden Blättern der Mono- und Dicotylen), um später zu ergrünen; in den Cotyledonen der Coniferen erfolgt diess gleichzeitig mit ihrer Entstehung auch im Finstern bei hinreichender Temperatur; ebenso bei Farnen. Die ergrünten Chlorophyllkörner wachsen durch Intussusception auf das Vielfache ihrer ursprünglichen Grösse, sind sie wandständig, so ist ihr Wachsthum in Länge und Breite gewöhnlich dem des entsprechenden Stückes der Zellwand und des Protoplasmakörpers, in denen sie liegen, proportional. Ist aber das Wachsthum der Zelle ein sehr bedeutendes, so theilen sich die wachsenden wandständigen Chlorophyllkörner; es geschieht diess durch Zweitheilung, indem eine Einschnürung entsteht, welche senkrecht zum längsten Durchmesser immer tiefer eindringt, bis das Korn endlich in zwei gewöhnlich gleiche Theilkörner zerfällt. Enthält es vor der Theilung kleine Stärkekörner, so ordnen sich diese um die Centra der neuentstehenden Körner. Man schliesst diese Vorgänge aus der Vermehrung der Körner einerseits und aus dem häufigen Vorkommen biscuitförmig eingeschnürter Formen andrerseits. Nachdem diese Zweitheilung der Chlorophyllkörner von Nägeli bei Nitella, Bryopsis, Valonia und in den Prothallien entdeckt war, wurde sie später bei allen Familien der chlorophyllhaltigen Kryptogamen aufgefunden; auch bei den Phanerogamen scheint sie verbreitet, sie wurde von Sanio bei Peperomia und Ficaria entdeckt, von Kny später bei Ceratophyllum, Myriophyllum, Elodea, Utricularia, Sambucus, Impatiens u. a. nachgewiesen. — In schwach beleuchteten chlorophyllarmen Zellen des Prothalliums von Osmunda entstehen nach Kny durch wiederholte Zweitheilung perlschnurartige Reihen von Chlorophyllkörnern, die den Zellenreihen von Nostoc ähnlich sich durch intercalare Theilungen immer mehr verlängern; ähnlich wie bei der genannten Alge findet hier sogar eine Verzweigung der Reihen statt, indem einzelne Chlorophyllkörner sich quer zu der Reihe verlängern und durch Theilungen Zweigreihen produciren.

c) Bezüglich der inneren Structur der Chlorophyllkörper lässt sich kaum etwas Anderes aussagen, als dass ihre äussere Schicht häufig dichter erscheint, dass nach innen der Wasserreichthum der Substanz zu-, die Cohäsion derselben abnimmt, wie aus der Vacuolenbildung erhellt. Eine sichtbare Differenzirung in sich kreuzende Lamellen von verschiedener Dichtigkeit wurde bis jetzt nur einmal an älteren Chlorophyllkörnern von Bryopsis plumosa beobachtet (Rosanoff).

§ 7. **Krystalloide.** [1]) Zuweilen nimmt ein Theil der protoplasmatischen Substanz der Zellen krystallähnliche Formen an; es bilden sich Körper, welche von ebenen Flächen, scharfen Kanten und Ecken begrenzt, echten Krystallen täuschend ähnlich sind, ihnen auch im Verhalten zum polarisirten Licht gleichen;

---

1) Hartig: botan. Zeitg. 1856, p. 262. — Radlkofer: über die Krystalle proteïnartiger Körper pflanzlichen und thierischen Ursprungs. Leipzig 1859. — Maschke, botan. Zeitg. 1859, p. 409. — Cohn: über Proteinkrystalle in dem Kartoffeln: in dem 37. Jahresbericht der schlesischen Ges. f. vaterl. Cultur 1858. Breslau. — Nägeli, Sitzungsber. der k. bayer. Akad. d. Wiss. 1862, p. 233. — Cramer: das Rhodospermin im VII. Bande der Vierteljahrsschrift der naturforsch. Ges. in Zürich. — J. Klein: Flora 1871. No. 11.

dabei unterscheiden sie sich aber doch äusseren Einflüssen gegenüber sehr wesentlich von diesen, indem sie zugleich bedeutungsvolle Aehnlichkeiten mit organisirten Zellentheilen darbieten. Es ist daher gerechtfertigt, diess durch den von Nägeli vorgeschlagenen Namen »Krystalloide« anzudeuten. Gewöhnlich sind sie ungefärbt, zuweilen aber auch Träger von (nichtgrünen) Farbstoffen, die ihnen entzogen werden können. Ihre Gesammtmasse zeigt alle wesentlicheren Reactionen des Protoplasmas, die Gerinnbarkeit, die Farbenaufspeicherung, Gelbfärbung mit Kali nach Einwirkung von Salpetersäure, ebenso Gelbfärbung mit Iod; die Löslichkeit ist bei verschiedenen Krystalloiden sehr verschieden, wie bei Eiweisskörpern überhaupt. Sie sind imbibitionsfähig, quellen unter Einfluss gewisser Lösungen enorm auf, ihre äussere Schicht ist resistenter als die innere, wasserreichere Masse. Die genauer untersuchten Krystalloide bestehen aus einem Gemenge von zweierlei Stoffen verschiedener Löslichkeit; beide sind so verbunden, dass wenn der löslichere langsam entfernt wird, der resistentere als Skelet zurückbleibt (Nägeli).

Ihre Form ist bei verschiedenen Pflanzen sehr verschieden; sie erscheinen als Würfel, Tetraeder, Octaeder, Rhomboeder und in anderen Gestalten, die aber krystallographisch meist noch nicht genau bestimmt sind, eine Folge ihrer Kleinheit und der Inconstanz ihrer Winkel.

In lebhaft vegetirenden Organen phanerogamischer Pflanzen sind sie nur bei Lathraea squamaria bekannt, häufiger bilden sie sich in Zellen, wo grosse Massen von Reservestoffen angesammelt werden, die erst später eine Verwendung finden, die Krystalloide selbst scheinen eine für den Ruhestand gemachte Form protoplasmatischer Gebilde zu sein (Kartoffelknollen, viele fetthaltige Samen); sie finden sich selten in safthaltigen Zellen (Kartoffelknolle), häufiger in saftfreien, zumal fetthaltigen Samen. — Farbstoffhaltige Krystalloide wurden in Blumenblättern und Früchten aufgefunden. Zuweilen bilden sie sich erst bei Einwirkung von Alkohol oder Kochsalzlösung auf die Pflanze innerhalb oder ausserhalb derselben (Rhodospermin).

Die Krystalloide der Kartoffelknolle sind dem Protoplasma eingelagert; die in den Geweben von Lathraea squamaria sehr verbreiteten Krystalloide sind in grosser Zahl im Inneren der Zellkerne enthalten; die in fetthaltigen Samen vorkommenden sind meist in Aleuronkörner eingeschlossen.

Bequem zu beobachten sind die von Cohn entdeckten Krystalloide der Kartoffelknolle; man findet sie bei manchen Sorten derselben sehr häufig, bei anderen seltener in den stärkeärmeren Parenchymzellen unter der Schale, doch ziemlich tief im Gewebe; sie liegen im Protoplasma eingeschlossen. Gewöhnlich sind es Würfel (seltener abgeleitete Formen, z. B. Tetraeder) von vollkommenster Ausbildung. — Die von Radlkofer in den Zellkernen von Lathraea squamaria aufgefundenen liegen innerhalb eines jeden Kerns in grosser Zahl beisammen; sie haben die Form dünner quadratischer rectangulärer Plättchen, zuweilen scheinen sie rhombische oder trapezoidische Formen zu haben; es ist nach Radlkofer wahrscheinlicher, dass sie dem rhombischen System angehören. — Diese Krystalloide bieten sich der Beobachtung unmittelbar dar, ihre Beziehung zu ihrer Umgebung ist ohne Weiteres klar. Nicht so ist es bei den in Aleuronkörner eingeschlossenen Krystalloiden fettreicher Samen; ich komme unten auf diese Verhältnisse zurück und erwähne hier nur, dass man die Krystalloide der Paranuss in Menge dadurch gewinnt, dass man das zerriebene fettreiche Parenchym mit Oel oder mit Aether auswäscht, aus welchem sich die Krystalloide als feines Mehl absetzen; an Schnitten durch das Gewebe ist wenig Deutliches zu sehen.

Sie wurden im isolirten Zustande von Nägeli sorgfältig untersucht; je nach der Darstellungsweise erscheinen sie rhomboeder- oder octaederähnlich oder tafelformig; es ist aber ungewiss, ob sie dem hexagonalen oder klinorhombischen Systeme angehören. Trockene Krystalloide in Wasser gelegt, ändern ihre Winkel um 2—3°, in Kalilösung quellen sie stark auf, und dabei ändern sich die Winkel um 15—16°. Durch schwache Säuren und verdünntes Glycerin wird eine Substanz ausgezogen, worauf ein substanzarmes Skelet mit festerer Haut übrig bleibt. — Die Krystalloide in den Endospermzellen von Ricinus communis sind wie alle Krystalloide in Wasser unlöslich und kommen zur deutlichen Anschauung, wenn man dünne Schnitte der Gewebes ins Wasser legt, welches die das Krystalloid umgebenden Gebilde zerstört und dieses befreit. Sie erscheinen häufig als Octaeder, Tetraeder, seltener als rhomboederähnliche Formen, das Krystallsystem ist nicht sicher bestimmt. — Die Farbstoffkrystalloide wurden von Nägeli in unvollkommenen Formen zuerst in den Blumenblättern von Viola tricolor und Orchis aufgefunden, besser ausgebildete in den getrockneten Früchten von Solanum americanum; sie bilden hier in den grossen Zellen des Fruchtfleisches Drusen von tiefvioletter Färbung; die einzelnen Krystalloide sind dünne Tafeln, einzelne regelmässige Rhomben, oft mit abgestutzten Ecken u. s. w. Es ist nach Nägeli unzweifelhaft, dass die Krystallform die rhombische Säule in sehr verkürzter tafelförmiger Gestalt ist; die sechsseitigen Tafeln sind aus sechs einfachen zusammengesetzt. In reinem Wasser bleiben sie unverändert; Alkohol zieht den Farbstoff aus, ebenso verdünntere Säuren; beide lassen nach langsamer Einwirkung ein sehr substanzarmes Skelet zurück, welches quellungsfähig ist, während der ganze Krystall nicht quillt; das Krystalloid besteht nach Nägeli aus sehr wenig eiweissartiger und viel anderer Substanz mit etwas Farbstoff.

Auch in rothen Meeresalgen (Florideen) und in einem Pilz sind Krystalloide von eiweissartiger Sustanz gefunden worden. Den ersten derartigen Fall beobachtete Cramer: in Exemplaren der Floridee Bornetia secundiflora, welche in Kochsalzlösung lange Zeit gelegen hatte, ebenso in Alkoholexemplaren von Callithamnion caudatum und seminudum fand er hexagonale Tafeln und Prismen mit allen Eigenschaften der Krystalloide und durch den ausgetretenen Farbstoff der Algen roth gefärbt. Sie kamen sowohl in den vegetativen Zellen wie in den Sporen vor. In den Kochsalzpräparaten von Bornetia fanden sich ausserdem octaedrische Krystalloide, wahrscheinlich des klinorhombischen Systems; sie waren farblos. In lebenden Pflanzen derselben Alge entdeckte sodann Cohn ebenfalls farblose octaedrische Krystalloide, welche den aus den Pigmentkörnern ausgetretenen rothen Farbstoff ansammeln. Innerhalb und ausserhalb der Zellen von Ceramium rubrum, welches in Meerwasser mit Glycerin eingeschlossen war, bildeten sich klinorhombische Prismen, durch das ausgetretene Pigment roth gefärbt; sie sind offenbar gleich den zuerst von Cramer beobachteten hexagonalen Krystalloiden erst nach dem Absterben entstanden, während die farblosen Octaeder schon in den lebenden Zellen vorhanden sind. In getrockneten Exemplaren anderer Florideen (Griffithsia barbata, neapolitana, Gongoceros pellucidum, Callithamnion seminudum) endlich beobachtete Klein farblose Krystalloide von verschiedener Form. Man kann diese Bildungen unter dem von Cramer zuerst angewendeten Namen: Rhodospermin zusammenfassen. — In den Fruchtträgern des Pilzes Pilobolus fand Klein ebenfalls farblose Octaeder von ziemlich regelmässiger Ausbildung mit den genannten Eigenschaften der Krystalloide.

§ 8. **Die Aleuronkörner (Klebermehl, Proteïnkörner)**[1]. Die Reservestoffbehälter der reifen Samen, d. h. das Endosperm und die Cotyledonen

---

1) Diese Gebilde wurden von Hartig entdeckt (Bot. Zeitg. 1855, p. 884), dann ausführlich, aber mangelhaft beschrieben (ibidem 1856, p. 257); weitere Bearbeitungen lieferten Holle (Neues Jahrb. der Pharmacie 1858, Bd. X) und Maschke, bot. Zeitg. 1859). Alle diese Beobachtungen liessen das Verhältniss der Körner zu der sie umgebenden Grundmasse im Unklaren, besonders schien man anzunehmen, dass die letztere bei fettreichen Samen nur aus

des Keims enthalten immer beträchtliche Mengen von Eiweissstoffen neben Stär oder Fett. Sind sie stärkereich, wie bei den Gräsern, den Phaseoleen, Vicie der Eiche, Rosskastanie, essbaren Kastanie u. a., so nimmt die eiweissart Substanz, die nur sehr wenig Fett enthält, die Zwischenräume ein; sie best



Fig. 48. Einige Zellen eines sehr dünnen Schnittes durch einen Cotyledon des Keims im reifen Samen von Pisum sativum; die grossen concentrisch geschichteten Körner *st* sind Stärkekörner (durchschnitten), die kleinen Körnchen *a* sind Aleuronkörner, vorwiegend aus Legumin mit wenig Fett bestehend; *i* die Zwischenzellräume.



Fig. 49. Zellen aus dem Cotyledon des reifen Samens von Lupinus varius; *A* in iodhaltigem Alkohol, *B* nach Zerstörung der Körner durch Schwefelsäure. — *Z* die Zellhaut, *p* die protoplasmatische, fettarme Grundmasse, *y* die Aleuronkörner; *o* Fetttropfen durch Wirkung der Schwefelsäure aus der Grundmasse ausgetrieben; *m* leere Räume, aus denen die Aleuronkörner weggelöst sind (800).

aus kleinen oder sehr kleinen Körnchen, wie in Fig. 48. — In fettreichen Sam dagegen findet man an Stelle der Stärkekörner körnige Gebilde von rundlic oder eckiger Form (Fig. 49), die ihrem Aussehen nach zuweilen Stärkekörn

Fett bestehe; in der 1. und 2. Aufl. dieses Buches trat ich dieser Ansicht entgegen und hervor, dass die Grundmasse in den Zellen fettreicher Samen aus einem Gemenge von und eiweissartiger Substanz oder besser aus einem sehr fettreichen Protoplasma beste dagegen verfiel ich, z. Th. in Folge der Anwendung wasserhaltigen Aethers, in den Irrth auch die Aleuronkörner selbst für Gemenge von Eiweissstoffen und Fett zu halten. Die Irrthum ist durch eine neue Bearbeitung des Themas durch **Dr. Pfeffer** widerlegt. Die s sorgfältige Untersuchung wurde im Würzburger Laboratorium begonnen, wo ich Gelegen hatte, zahlreiche und für die Hauptfragen entscheidende Präparate zu sehen. Dr. Pfeffer h die Gefälligkeit, mir noch vor dem Druck einen ausführlichen Auszug seiner Arbeit zur nutzung an dieser Stelle mitzutheilen; das oben Gesagte folgt ziemlich streng seinen Angab gegenwärtig dürfte kaum jemand, wie Dr. Pfeffer, die nöthige Gewandtheit im Mikrokospi mit chemischen Kenntnissen in dem Grade verbinden, wie es dieses äusserst schwier Thema erfordert.

nicht unähnlich sind, umgeben von einer mehr oder minder homogenen Grundmasse, die, wie die weitere Untersuchung zeigt, je nach dem Fettreichthum des Samens aus viel oder wenig Fett mit eiweissartiger Substanz besteht. Die Körner selbst dagegen bestehen, abgesehen von gewissen Einschlüssen, aus eiweissartiger Substanz.

Zu unterscheiden sind an den Aleuronkörnern die Eiweisssubstanz und die Einschlüsse. Letztere sind entweder Krystalle von oxalsaurem Kalk, oder sie sind nicht krystallinisch, rundliche oder traubenförmige Körnchen, Globoide. Diese sind eine Verbindung einer gepaarten Phosphorsäure mit Kalk und Magnesia, welche letztere bei weitem vorwiegt.

Die ganze eiweissartige (Proteïn-) Masse ist nun amorph und dann nicht doppeltbrechend; oder der grösste Theil ist in Form eines Krystalloides (§ 7) ausgebildet, welches sammt den bereits genannten Einschlüssen von nur spärlicher amorpher Hüllmasse umgeben ist, die mit jenen zusammen das Aleuronkorn bildet (Fig. 50).



Fig. 50. Zellen aus dem Endosperm von Ricinus communis (800). *A* frisch in dickem Glycerin, *B* in verdünntem Glycerin, *C* in Glycerin erwärmt, *D* nach Behandlung mit Iodalkohol sind die Aleuronkörner durch Schwefelsäure zerstört, die Eiweisssubstanz der Grundmasse als Netz zurückgeblieben. In den Aleuronkörnern erkennt man das Globoid und (in *B*, *C*) das Krystalloid.

Die Krystalloide sind alle in Wasser unlöslich, weder Alkohol noch Wasser ziehen einen Stoff heraus. Die krystalloidfreien Körner lösen sich in Wasser ganz (Paeonia u. a.), theilweise (Lupinus u. a.) oder gar nicht (Cynoglossum). Alle aber sind vollkommen löslich in Wasser, das auch nur ein Spur Kali enthält. Es bleibt dabei immer bei vorsichtiger Behandlung ein das Korn umgebendes Häutchen zurück, das sich wie coagulirter Eiweissstoff verhält; es könnte aber ebenso gut ein noch unbekannter »Proteïnstoff« sein. — Bei krystalloidführenden Aleuronkörnern restirt bei vorsichtigem Lösen ein gleiches Häutchen, aber auch das Krystalloid selbst hinterlässt ein solches; es findet sich ebenso beim Lösen der Globoide in Essigsäure oder Salzsäure und erinnert an ein ähnliches Verhalten der echten Krystalle von oxalsaurem Kalk.

Die krystallinischen Einschlüsse von oxalsaurem Kalk kommen als Drusen, deutlich kenntliche Krystalle und Nadeln vor, sind indess nicht sehr verbreitet. Die Globoide hingegen fehlen in keinem Aleuronkorn; wo sie zugleich mit Krystallen vorkommen, sind fast immer in derselben Zelle nur Globoide, in einer andern Krystalle als Einschlüsse (Silybum Marianum, alle untersuchten Umbelliferen); doch giebt es auch Ausnahmen, und bei Vitis vinifera kommt es sogar vor, dass um einen Krystall oder um eine Krystalldruse ein Globoid sich gebildet hat. — Die Globoide lösen sich in allen anorganischen Säuren, auch in Essigsäure, Oxalsäure, Weinsäure, nicht in verdünntem Kali.

Die Globoide kommen wie auch die Krystalle in Einzahl und in Mehrzahl in einem Aleuronkorn vor; in letzterem Falle sind sie klein und die Globoidkörner bis zu unmessbarer Kleinheit, dann aber auch in ungeheurer Zahl in einem Korn vorhanden (Lupinus luteus, polyphyllus, Delphinium Requieni u. s.). Grosse Glo-

boide um Krystalle finden sich in Einzahl, die grössten bei Vitis vinifera. Zugleich mit Krystalloiden fand Pfeffer Krystalle nur bei Aethusa Cynapium. Einschlüsse überhaupt fehlen höchstens sehr kleinen Aleuronkörnern zuweilen.

In manchen Samen ist ein Aleuronkorn in jeder Zelle neben den anderen durch seine Grösse ausgezeichnet (Solitär Hartig's), sowohl bei Anwesenheit wie Fehlen von Krystalloiden (Elais, Myristica, Vitis, Lupinus luteus). Ein solches grösseres Korn kann auch durch seine Einschlüsse ausgezeichnet sein. So hat bei Lupinus luteus dasselbe einen tafelförmigen Krystall, die anderen hingegen nur kleine und zahlreiche Globoide. Bei Silybum liegt in einem grossen Korn eine Krystalldruse, in den anderen nadelförmige Krystalle. In anderen Fällen sind auch die Einschlüsse gleichartig, so immer bei den Globoiden, die höchstens in dem grossen Korn grösser sind.

Die Krystalloide sind ziemlich verbreitet, wenn auch die überwiegende Zahl der Samen frei davon ist. Sie sind aber nicht an Familien gebunden, sondern können innerhalb derselben fehlen oder vorkommen; so unter den Palmen Sabal Adamsoni ohne, Elais guayanensis mit Krystalloiden, ebenso alle untersuchten Umbelliferen ohne, nur Aethusa Cynapium mit Krystalloiden u. s. w. In anderen Fällen scheinen alle Samen derselben Familie Krystalloide zu enthalten, so bei den Euphorbiaceen, unter denen besonders Ricinus das erste Beispiel schöner Krystalloide in den Aleuronkörnern darbot.

Die Grundmasse, welche die Aleuronkörner in fetthaltigen Samen umgiebt, ist, wie erwähnt, immer ein Gemenge von Fett und Eiweissstoffen, wobei die letzteren freilich sehr zurücktreten können. Doch ist selbst bei Ricinus und der Paranuss (Bertholletia), wo die Grundmasse anscheinend ganz aus Fett besteht, die eiweissartige Beimengung noch gut nachweisbar, wie Fig. 50 *D* zeigt; am besten gelingt diess nach Pfeffer, wenn man mit calomelhaltigem Alkohol extrahirt, dann mit in Wasser gelöstem Anilinblau färbt. — Die Grundmasse lässt sich auffassen als der Protoplasmakörper der Zelle, in welchem das Wasser bei dem Austrocknen durch fettes Oel ersetzt worden ist. Ausserdem enthält es aber auch in der ganzen Masse neben unlöslichen Einweissstoffen solche, welche in kalihaltigem Wasser löslich sind. Diese Zusammensetzung der Grundmasse sowohl wie die Löslichkeit der amorphen Masse der Aleuronkörner in Wasser sind die Ursache der völligen Deformirung, welche die Zellinhalte fettreicher Samen in Wasser (Schnitte unter dem Mikroskop) sofort erfahren; um die Structur derselben zu erkennen, ist es nöthig, frische Schnitte in dickes Glycerin, calomelhaltigen Alkohol, unter concentrirte Schwefelsäure oder in Oel zu bringen.

Aus der Grundmasse kann übrigens das Fett in Krystallen sich ausscheiden, wie Pfeffer bei der Paranuss, Elais guayanensis und Myristica moschata beobachtete.

Dem Vorstehenden lasse ich aus Pfeffer's benutzter Mittheilung noch einige, die schwierigeren Puncte betreffenden Erläuterungen folgen.

a) Die Masse der Aleuronkörner besteht immer ganz vorwiegend aus Proteinstoffen, denen jedenfalls, wenn überhaupt, nur sehr geringe Mengen von anderen Pflanzenstoffen beigemengt sind, welche sich indess dem Nachweis entziehen. Es gründet sich diese Behauptung wesentlich auf Folgendes: alle Aleuronkärner sind absolut in Alkohol, Aether, Benzol, Chloroform unlöslich; (dass ich früher sie in Aether für löslich hielt, geschah in Folge eines geringen Wassergehalts desselben, wie Pfeffer nachweist). Alle diese

Mittel mussten Fett (Alkohol auch Glycose), wenn es da wäre, lösen, und somit auch das Aussehen des Korns ändern. — Es giebt in Wasser unlösliche Körner (Cynoglossum off.); die in Wasser löslichen[1]) gehen bei Digestion mit absolutem Alkohol, in dem Quecksilbersublimat gelöst ist, in eine unlösliche Quecksilberverbindung über, aus der Wasser nichts Bemerkenswerthes aufnimmt. Gummi, Pectinostoffe, Rohrzucker, Dextrin gehen bei dieser Behandlung keine unlösliche Verbindung ein. Von allen verbreiteten Pflanzenstoffen kann nach dem Verhalten gegen Quecksilberchlorür nur ein Proteïnstoff vorliegen. Zu erkennen ist dieser durch örtliche Reactionen, deren beste in diesem Fall Kochen der Quecksilberverbindung mit Wasser ist. Es entsteht dann die in verdünnten Säuren und Alkalien unlösliche Modification der Proteïnstoffe.

b. Mit dem Nachweis, dass die Aleuronkörner fettreicher Samen kein Fett enthalten, ist schon gesagt, dass dieses in der Grundmasse vorhanden sein muss. Der auf den ersten Anblick von Schnitten fetthaltiger Samen entstehende Zweifel, ob die grosse Masse des Fettes in den Zwischenräumen der Körner auch Raum finde, lässt sich durch Rechnung beseitigen; denn wenn Kugeln (hier die Körner als solche angenommen) so gelagert sind, dass sie in beliebig viele gleiche Würfel eines grossen Würfels eingeschrieben sind, so bleibt schon 47,6 % Hohlraum übrig, und wenn die Kugeln nur um $1/3$ eines Kugelradius aus einander rücken, so sind 69,7 % Hohlraum vorhanden, also mehr als im fettreichen Samen nöthig scheint, um das Fett aufzunehmen.

Unmittelbar nachweisen kann man das Fett bei einigermassen fettreichen Samen durch den Augenschein beim Betrachten trockener Schnitte; lässt man dann Benzol zutreten, so sieht man die Weglösung der Zwischenmasse, wobei aber immer kleine Quantitäten von Eiweissstoffen restiren. Mit alkoholischer Alkannatinktur färbt sich die Grundmasse tief blutroth, sofern sie erheblich Fett enthält; bleibt der Fettgehalt des Samens sehr gering, so ist er auf diese Weise nicht mehr nachweisbar.

Extrahirt man aus den Samenschnitten das Fett mit Alkohol, löst man dann die Proteïnkörner mit Kaliwasser hinweg, so bleibt ein Netz zurück, in welchem die Körner durch Hohlräume ersetzt sind; unter Zusatz von Essigsäure und Jod färbt sich das Netz gelbbraun (Fig. 49 *B*, 50 *D*). Bei den meisten Samen ist dieses Netz sehr schön, gewissermassen einem Parenchymgewebe vergleichbar; bei den äusserst fettreichen fällt es oft fragmentarisch aus; in ihm liegt der Zellkern als geschrumpfter Ballen. Die Balken des Netzes setzen sich zusammen aus den unlöslichen Proteïnstoffen der Grundmasse und den Hüllhäutchen der Proteïnkörner, doch auch ohne letztere (wenn Körner herausgefallen sind) kommt ein Netz zu Stande.

c) **Die Krystalloide** der Aleuronkörner sind wie gesagt in Wasser unlöslich; sie können daher durch Behandlung frischer Schnitte mit Wasser unter Auflösung der amorphen Aleuronmasse und Zerstörung des sonstigen Zellinhalts leicht isolirt werden; sie zeigen dann alle Reactionen und die verschiedenen Formen der in § 7 erwähnten Krystalloide. — Dass sie indess aus zwei Proteïnstoffen bestehen und von innen durch Intussusception wachsen, hält Pfeffer aus guten Gründen für zweifelhaft.

d) Behandelt man Schnitte des Endosperms von Paeonia mit Alkohol, der wenig Schwefelsäure enthält, und legt man sie nach dem Abwaschen in Wasser, so erblickt man die Substanz der (nicht krystalloidhaltigen) Aleuronkörner deutlich geschichtet; doch sind nur wenige feste und weiche Schichten vorhanden, der innere Theil der Masse amorph. Auch hierüber ist auf Pfeffer's Arbeit zu verweisen.

e) **Die Entwickelung** der Aleuronkörner beschreibt der mehrfach genannte Forscher folgendermassen: Die Bildung derselben beginnt erst, wenn die Samen den letzten Reifezustand gewinnen, der Funiculus saftlos zu werden beginnt. In der sehr trüben Emul-

[1] Ueber die Ursachen der Löslichkeit in Wasser ist Pfeffer's demnächst erscheinende ausführliche Mittheilung nachzusehen.

sion, welche jetzt die Zellen erfullt, sind die Einschlüsse bereits gebildet, namentlich die Globoide, wenn auch noch nicht ganz vollkommen, doch annähernd ausgewachsen. Nun beginnt mit dem Wasserverlust des Samens das Auftreten von schleimigen, aus Proteinstoffen bestehenden Massen, die meist schon Einschlüsse umgeben; mehr und mehr wachsen diese schleimigen, meist annähernd kugeligen Gebilde heran, ihr gegenseitiger Abstand vermindert sich daher, und endlich ist die Sonderung fertig; die jetzt noch aus schleimiger Substanz bestehenden Proteïnkörner sind von der noch trüben Grundmasse getrennt, die sich mehr und mehr klärt, während der Same trockener wird. Dabei werden nun auch die zuvor kugeligen oder ellipsoidischen Körner mehr oder weniger polyedrisch, namentlich, wie leicht einzusehen, bei weniger fettreichen Samen, die überhaupt an Grundmasse ärmer sind (z. B. Lupinus).

Während die Bildung der Aleuronkörner beginnt, ist in dem trüben Zellinhalt der Protoplasmaleib der Zelle nur schwierig zu übersehen, doch überzeugt man sich besonders durch Weglösen des Fettes mit Alkohol, dass er in normaler Weise vorhanden ist, zuweilen kann man in der reichlichen Grundmasse mancher Samen später noch die eingetrockneten Protoplasmastränge streckenweise sehen. Bei Lupinus luteus ist der Krystall von oxalsaurem Kalk, welchen das grösste Korn später einschliesst, auch schon vor der Bildung der Proteïnkörner im Zellsaft vorhanden. — Besonders deutlich konnte Pfeffer bei Paeonia die Entwickelung der Körner verfolgen; hier ist der Same noch dann, wenn er seine volle Grösse erreicht hat, ganz mit grossen Stärkekörnern erfüllt, die sich erst bei voller Reife in Oel verwandeln, aber auch dann, wenn man den Samen aus den Carpellen nimmt, bevor die Reservestoffe ganz vollständig eingewandert sind. Nicht immer wird indessen die Stärke vollständig in Fett umgewandelt. Wenn man nun in den Samen von Paeonia die Stärkekörner sich nicht verwandelt denkt, die zwischenliegende fast fettlose, aber an Proteïnstoffen reiche Masse sehr kleine Proteïnkörner bilden lässt, so wäre das geschehen, was bei Phaseolus und andern vorherrschend Stärke führenden Samen wirklich stattfindet. Es giebt aber auch Samen, in denen Proteïnkörner und Stärkekörner in ungefähr gleicher Menge sich finden, aber dann immer mit Fett.

Bei der trüben Beschaffenheit des Zellinhalts und der Weichheit der wachsenden Proteïnkörner kann man kein Argument finden für die Art des Wachsthums, indess lässt sich an fertigen Körnern meist constatiren, dass die im Inneren weicher sind und demzufolge bei Anwendung sehr verdünnter Reagentien eine Lösung von innen heraus erfahren. Verschiedene Thatsachen scheinen jedoch zu zeigen, dass hier ein Wachsthum durch Intussusception wie bei den Stärkekörnern nicht stattfindet.

Die Entstehung der Aleuronkörner ist aber einfach eine Dissociation, welche durch Wasserverlust des Samens zu Stande kommt, und beim Keimen geht der Zellinhalt zunächst mehr oder weniger vollständig auf eine Vereinigung der Grundmasse mit der Substanz der Proteïnkörner zurück.

Die Bildung der Krystalloide verfolgte Pfeffer an Ricinus und Euphorbia segetum; jene und die Globoide treten etwa gleichzeitig auf, schon ziemlich früh und wachsen beide allmälig heran, während die Trübung des Zellinhaltes zunächst noch etwas zunimmt. Sie liegen meist schon früh unmittelbar neben einander, aber völlig umschlossen von der trüben Masse; die Vacuolen, welche Gris (Recherches sur la germination Pl. I. Fig. 10—12) abbildet, sind durch die sehr leicht eintretende Desorganisation des Zellinhalts entstandene Artefacte. — Die Krystalloide sind von Anfang an scharfkantig, und sobald ihre Grösse es erkennen lässt, sind sie auch in der Gestalt übereinstimmend mit den fertigen Krystalloiden. Die Umhüllung von Krystalloid und Globoid mit amorpher Hüllmasse erfolgt erst, wenn die Krystalloide ausgewachsen sind und die Austrocknung des Samens beginnt.

Bei der Keimung lösen sich die Krystalloide sowohl von aussen als von innen, nachdem zunächst die Hüllmasse verschwunden ist, auch persistiren zunächst die Hüllhäutchen, die aber allmälig unsichtbar werden. Auch die Globoide lösen sich (wohl in Folge der sauren Reaction, welche das Gewebe annimmt), und zwar bei allen Samen von aussen nach innen.

Die krystalloidfreien Aleuronkörner gehen bei der Keimung des Samens zunächst, indem sie aufquellen, auf die Gestalt zurück, welche sie in reifen, aber noch wasserhaltigen Samen hatten, dann beginnt die allmälige Mischung mit der Substanz der Grundmasse; dabei kann man zuweilen eine bestimmte Lösung von aussen oder innen verfolgen, doch fliessen sie auch wie schleimige Massen in einander. Diese Veränderungen treten schon bei den ersten Regungen des Keimlebens hervor; gleichzeitig erfolgt dann auch Stärkebildung im Inhalt der Zellen.

§ 9. **Die Stärkekörner**[1]. Die unter günstigen Bedingungen vegetirenden Pflanzen erzeugen durch Assimilation mehr bildungsfähige, organisirbare Substanz, als sie gleichzeitig zum Wachsthum der Zellen nöthig haben und verwenden können. Diese Stoffe werden in irgend einer Form in den Zellen selbst aufgespeichert, um später zur Verwendung zu kommen. Wir sahen schon im vorigen Paragraphen, wie diess bei den eiweissartigen protoplasmabildenden Stoffen und den Fetten oft geschieht. In weit grösserer Menge wird eine andere, im eminentesten Sinne organisirbare Substanz, die **Stärke**, im Voraus gebildet und vorläufig in organisirter Form für späteren weiteren Gebrauch aufgespeichert. Die Stärke erscheint immer in organisirter Form, in soliden Körnern von concentrisch geschichtetem Bau, welche anfangs als punctförmige Massen im Protoplasma auftreten und in diesem liegend fortwachsen; gelangen sie später in den Zellsaft, kommen sie ausser Contakt mit dem sie ernährenden Protoplasma, so hört ihr Wachsthum auf[2]. — Jedes Stärkekorn besteht aus Stärkesubstanz, Wasser und sehr kleinen Mengen mineralischer Stoffe (Asche). Die erstere ist ein Kohlehydrat von derselben procentischen Formel wie die Cellulose, mit der sie überhaupt unter allen bekannten Stoffen in chemischer und morphologischer Hinsicht die meiste Aehnlichkeit besitzt. Die Stärkesubstanz tritt aber in jedem Korn in zweierlei Modificationen auf, einer leichter löslichen, welche mit Iodlösungen unter Assistenz von Wasser eine schön blaue Färbung annimmt (Granulose) und einer schwerer löslichen, welche in ihren Reactionen dem Zellstoff näher steht (Stärke-Cellulose). An jedem sichtbaren Puncte eines Stärkekornes sind beide Stoffe beisammen, wird daher die »Granulose« extrahirt, so bleibt die »Cellulose« als Skelet zurück; dieses zeigt die innere Organisation des ganzen Kornes, ist aber minder dicht, substanzärmer, sein Gewicht beträgt von dem des ganzen Korns nur wenige (etwa 2—6) Procente. Da nun die Granulose bei weitem überwiegt und an jedem sichtbaren Puncte des Kornes vorhanden ist, so zeigt dieses bei der Iodreaction in seiner ganzen Ausdehnung die blaue Granulosefärbung.

Die Stärkekörner haben immer gerundete Formen, und ihre innere Organisation bezieht sich auf ein in ihnen selbst liegendes Bildungscentrum; die jungen kleinen Körper scheinen immer kugelig zu sein; da ihr Wachsthum aber fast immer ungleichmässig ist, so ändert sich diese Form in's Eirunde, Linsenförmige, gerundet Polyedrische u. s. w.

---

1) **Nägeli**: »die Stärkekörner« in pflanzenphys. Unters. Heft II. und Sitzungsber. d. k. bayer. Akad. d. Wiss. 1863. — **Sachs**: Handb. der Exp. Phys. Leipzig 1865, §. 107. — Das hier Mitgetheilte wesentlich nach Nägeli's Arbeiten.

2) Davon scheinen nach Hofmeister die Stärkekörner im Milchsaft der Euphorbien eine Ausnahme zu machen; über ihre Entwickelung ist aber Nichts bekannt; jedenfalls enthält der Milchsaft protoplasmabildende Stoffe, Eiweissstoffe, die sich vielleicht auch hier an der Erzeugung der Stärkekörner betheiligen.

Die innere Organisation des Stärkekornes wird vorzugsweise aus der verschiedenen Vertheilung des Wassers in ihm (des Organisationswassers) erkannt. Jeder sichtbare Punct des Kornes enthält neben »Granulose« und »Cellulose« auch Wasser. Ganz allgemein nimmt der Wassergehalt von aussen nach innen hin zu und erreicht in einem bestimmten Punct des Innern sein Maximum. Mit zunehmendem Wassergehalt sinkt die Cohäsion und die Dichte, so wie der Brechungsindex für Licht, worauf z. Th. die Wahrnehmbarkeit dieser Verhältnisse beruht. Diese Aenderung des Wassergehalts im Korn ist aber keine stetige, sondern sprungweise wechselnd. Auf die äusserste wasserärmste Schicht folgt, scharf abgegrenzt, eine wasserreiche Schicht, auf diese wieder eine wasserärmere u. s. f., bis die innerste wasserärmere, dichtere Schicht endlich einen sehr wasserreichen Theil, den Kern, umgiebt. Alle Schichten eines Korns sind um diesen Kern, als ihr gemeinsames Centrum, gelagert, aber nicht jede Schicht ist continuirlich um den ganzen Kern ausgebildet; bei kleinen kugeligen Körnern mit wenig Schichten ist diess allerdings der Fall; wird ihre Zahl bei dem Wachsthum aber grösser, so vermehrt sich die Schichtenzahl am stärksten in der Richtung des stärksten Wachsthums; diese ist die gradlinige oder krummlinige Verlängerung der Richtung des schwächsten Wachsthums; die so gegebene Linie heisst die Axe des Korns; sie geht jederzeit durch den Kern.

Das Wachsthum der Stärkekörner geschieht ausschliesslich durch Intussusception; es werden neue Partikeln des Bildungsstoffes zwischen die schon vorhandenen sowohl in radialer als tangentialer Richtung eingeschoben, wobei zugleich der Wassergehalt der einzelnen Stellen sich ändert. Die jüngsten, sichtbaren, kugeligen Stärkekörner bestehen aus dichter, wasserarmer Substanz, in dieser bildet sich später der centrale wasserreiche Kern; in letzterem kann sich ein centraler Theil verdichten und in diesem nach hinreichender Vergrösserung wieder ein weicherer Kern auftreten; es kann aber auch, nachdem ein weicherer Kern umgeben von einer dichten Schicht durch Differenzirung des ursprünglich dichten Korns entstanden ist, in der dichten Schicht eine neue weiche auftreten und so in zwei dichte Schichten gespalten werden, deren innere den weichen Kern umschliesst. Die Schichten nehmen durch Einlagerung an Dicke und Umfang zu. Hat eine Schicht eine bestimmte Dicke erreicht, so differenzirt sie sich bei fernerem Wachsthum in drei Schichten. Ist es eine dicke Schicht, so lagert sich in ihre Mittelfläche wasserreiche Substanz ein, es entsteht in der dichten Schicht, die nun in zwei Lamellen spaltet, eine minder dichte Schicht. Wird aber eine wasserreiche Schicht hinreichend dick, so kann ihre mittlere Lamelle sich verdichten, es entsteht eine neue dichte Schicht zwischen zwei Lamellen einer minder dichten. Dieser Vorgang der Spaltung der Schichten hängt von ihrem Dickenwachsthum ab, und da dieses selbst dort am stärksten ist, wo die Schichten von dem langen Schenkel der Wachsthumaxe geschnitten werden, so erfolgen hier die Spaltungen, d. h. die neuen Schichtenbildungen am häufigsten, auf der entgegengesetzten Seite des Kernes am seltensten, sie können hier ganz aufhören. Die Schichten der rascher wachsenden Seite des Kornes werden, indem sie nach der langsam wachsenden Seite umbiegen, immer dünner und keilen sich endlich aus. — Linsenförmige Körner (z. B. im Endosperm von Triticum vulgare) haben einen linsenförmigen Kern, ihre Schichten wachsen am stärksten nach allen Radien eines durch diesen gelegten grössten Kreises und spalten sich hier am

häufigsten, der Kern bleibt central. Findet dagegen das Wachsthum nach einer Richtung statt (z. B. in den ovoidischen Körnern der Kartoffelknolle), so wird der Kern excentrisch, er entfernt sich immer mehr von dem Schwerpunct des Kornes und ist in diesem Falle kugelig; bei manchen ellipsoidischen (in den Cotyledonen der Erbse und Bohne) oder langgezogenen Körnern ist der Kern in Richtung der grössten Axe gestreckt.

Sehr häufig bilden sich in einem jungen, kleinen Korn zwei Kerne; um jeden derselben erfolgt Schichtenbildung, und zwar ist das Wachsthum am stärksten in der Verbindungslinie; die Kerne entfernen sich immer mehr von einander; dadurch entsteht eine Spannung in den wenigen gemeinsamen Schichten, welche beide umgeben, diese führt zur Bildung eines inneren Spaltes, der zur Verbindungslinie beider Kerne rechtwinkelig liegt; er setzt sich bis nach aussen hin fort, und das Korn zerfällt in zwei Bruchkörner, die indessen noch an einander adhäriren können. Wiederholt sich diese Theilung öfter, so entstehen ganz zusammengesetzte Körner, welche aus zahlreichen Bruchkörnern bestehen, deren Zahl bis hoch in die Tausende steigen kann (z. B. in Endosperm von Spinacia und Avena).

Ganz zusammengesetzte Körner mit 2—10 Bruchkörnern, häufig maulbeerförmig aussehend, sind im Parenchym rasch wachsender Pflanzen (z. B. Keimpflanzen von Phaseolus, Stamm von Cucurbita) ungemein häufig. Derartige Körner sind ihrer Entstehung nach verschieden von den zusammengewachsenen Körnern, wie sie sich im Chlorophyll bilden; hier sind anfangs viele kleine Körner vorhanden, die erst bei weiterer Vergrösserung sich berühren und adhäriren (vergl. Fig. 47).

Halb zusammengesetzte Stärkekörner entstehen, wenn in einem Korn neue Kerne und sie umgebende Schichtencomplexe sich bilden, nachdem jenes bereits mehrere Schichten gebildet hat. Die Theilkörner erscheinen daher in den Schichtencomplex des Mutterkornes eingehüllt; auch hier entstehen durch ungleiches Wachsthum der gemeinsamen und der jedem Theilkorn eigenen Schichten Spannungen, die endlich zur Bildung von Rissen führen, diese verlängern sich aber meist nicht bis nach aussen; die Theilkörner bleiben vereinigt.

a) Das Wachsthum der Stärkekörner durch Intussusception muss aus folgenden Ueberlegungen gefolgert werden. Angenommen, es fände die Schichtenbildung durch Auflagerung von aussen statt, so müsste man auch Körner finden, deren äusserste Schicht eine wasserreiche wäre; diess kommt aber niemals vor, die äusserste Schicht ist jederzeit die dichteste, wasserärmste. Ferner müsste bei jener Annahme der Kern die Beschaffenheit der jüngsten Körner haben, aber der Kern ist immer weich, die jüngsten Körner dicht. Die Appositionstheorie wäre nur dann im Stande, die Bildung der halb zusammengesetzten Körner zu erklären, wenn man annähme, dass die gemeinsamen Schichten eines mit Theilkörnern versehenen Kornes nachträglich sich um zwei oder mehr vorher isolirte Körner herumgelegt hätten, dann müssten aber die gemeinsamen Schichten eine andere Form haben und die Sprünge im Inneren solcher Körner blieben unerklärt. Die Appositionstheorie ist endlich nicht im Stande, Rechenschaft zu geben, warum bei Theilkörnern immer das stärkste Wachsthum in der Verbindungslinie ihrer Kerne erfolgt (Fig. 51). Die etwaige Annahme einer Anlagerung neuer Schichten von innen würde voraussetzen, dass die Stärkekörner wenigstens zeitweilig hohle Blasen seien, was niemals beobachtet wird; diese Annahme ist ausserdem unfähig, die bei der Bildung der Bruch- und Theilkörner statthabenden Vorgänge zu erklären, und bei dem Allen würde diese Hypothese doch noch ein Wachsthum

durch Intussusception, nämlich in Richtung der Schichtenflächen annehmen müssen. — Das Wachsthum der Stärkekörner durch Intussusception allein liefert die einfachste Erklärung aller Erscheinungen, es darf nach Nägeli's Deductionen als völlig sichere Thatsache betrachtet werden. — Der Bildungsstoff, welcher von aussen her in das einmal angelegte Korn eindringt und dort in Form neuer Stärketheilchen sich einlagert, ist natürlich gelöst, seiner chemischen Beschaffenheit nach aber noch nicht sicher bekannt; gelöste Stärke lässt sich in der Pflanze niemals nachweisen, am wenigsten in solchen Zellen, wo lebhafte Bildung und Wachsthum von Stärkekörnern beobachtet wird; es ist aber wahrscheinlich, dass eine im Protoplasma enthaltene Zuckerlösung das Material ist, aus welchem sich durch weitere chemische und physikalische Veränderungen Stärketheilchen bilden. Die Stärke wird leicht durch verschiedene Einflüsse in Zucker verwandelt. — Aus verschiedenen Thatsachen (z. B. der Entstehung der radialen Sprungflächen durch Austrocknung) ist zu schliessen, dass die Stärkemoleküle nicht nur in Richtung der Radien eine bestimmte Lagerung haben, sondern auch tangential innerhalb jeder Schicht in bestimmter Weise geordnet sind. Eine dem entsprechende, als radiale Streifung erscheinende Lamellenstructur und Areolenbildung wird aber nur selten und unsicher beobachtet.



Fig. 51. Stärkekörner aus einer Kartoffelknolle (800). *A* ein älteres einfaches Korn; *B* ein halb zusammengesetztes Korn, *C*, *D* ganz zusammengesetzte Körner; *E* ein älteres Korn, dessen Kern sich getheilt hat; *a* ein sehr junges Korn, *b* ein älteres, *c* noch älter mit getheiltem Kern.

Das Wachsthum durch Intussusception beruht auf der Durchdringbarkeit aller Theile des Korns für Wasser und wässerige Lösungen. Diese ihrerseits kann nur dadurch erklärt werden, dass die Stärkesubstanz nicht ein Continuum ist, sondern aus einzelnen unsichtbar kleinen Partikeln besteht, deren jedes Anziehung zum Wasser besitzt und sich mit einer Wasserhülle umgiebt; durch diese Wasserhüllen sind die Stärketheilchen (Moleküle) von einander getrennt, je kleiner in einem gegebenen Volumen eines Stärkekorns die Moleküle sind, desto zahlreicher sind diese Wasserhüllen, desto wasserreicher also das betreffende Stärkevolumen; dazu kommt noch aus rein mechanischen Principien die Folgerung, dass in diesem Falle die Wasserhüllen dicker werden, dass sie dagegen mit zunehmender Grösse der Moleküle dünner werden, die Moleküle also näher zusammenrücken. Demnach bestehen die wasserreichen Schichten aus kleinen Molekülen, die durch dicke Wasserhüllen getrennt sind; die dichten wasserarmen Schichten aus grösseren Molekülen mit dünneren Wasserhüllen. Die innere Organisation beruht also auch hier auf einer bestimmten Zusammenlagerung von Wasser und Substanz: die Schichtung eines Stärkekorns verschwindet ebenso, wie die einer Zellhaut, wenn ihm das Wasser entzogen wird (z. B. durch Verdunstung oder Einwirkung absoluten Alkohols u. dergl.), weil die wasserreichen Schichten alsdann den wasserarmen gleichartig werden und der Unterschied der Lichtbrechung in beiden aufhört; ebenso verschwindet auch hier die Schichtung, wenn die Substanz des Korns durch chemische Mittel (verdünnte Kalilösung) zur Einlagerung sehr grosser Wassermengen disponirt wird; die dichtern Schichten lagern relativ mehr Wasser ein, sie werden daher den wasserreichen Schichten ähnlich, ihre Unterscheidbarkeit hört also ebenfalls auf.

Ausser der sprungweisen Differenzirung des Wassergehaltes, die sich als Schichtung zu erkennen giebt, findet in jedem Korn von aussen nach innen hin Zunahme des Wasserreichthums statt; es wird diess theils aus der Lichtbrechung erkannt, theils aus der stetigen Abnahme der Cohäsion von aussen nach innen. Wird nämlich den frischen Stärkekörnern das Wasser entzogen, so bekommen sie Rissflächen, welche die Schichten rechtwinkelig durchbrechen; im Innern bildet sich eine Höhlung, von welcher die Risse ausstrahlen; diese werden um so enger, je weiter sie nach aussen dringen, in der Mitte sind sie am weitesten. Daraus folgt, dass bei der Austrocknung der stärkste Wasserverlust im Innern eintritt, dass diess stetig nach aussen abnimmt; aber es folgt auch zugleich, dass die Cohäsion der Schichten in tangentialer Richtung (rechtwinkelig zu den Rissflächen) geringer ist als in radialer Richtung; diess weist darauf hin, dass innerhalb jeder Schicht die Wasserablagerung in tangentialer Richtung stärker ist als in radialer.

Wenn einem frischen oder doch mit Wasser durchtränkten Stärkekorn letzteres entzogen wird, so zieht es sich zusammen; die zurückbleibenden festen Moleküle rücken näher zusammen, wenn die Wasserschichten zwischen ihnen sich verdünnen; etwas Aehnliches geschieht, wenn dem Korn seine Granulose entzogen wird; das zurückbleibende Cellulose-skelet des Kornes ist, auch von Wasser durchtränkt, viel kleiner als das intakte Korn. Es beruht diess möglicherweise darauf, dass die nun bloss noch aus Cellulose bestehenden Moleküle geringere Anziehung zum Wasser haben und dünnere Hüllen besitzend näher zusammenrücken, es könnte aber auch darauf beruhen, dass sich die Zahl der Moleküle verringert.

b) Die Extraction der Granulose der Stärkekörner mit Zurücklassung eines Granulosenskelets kann auf sehr verschiedene Weise bewerkstelligt werden: 1) durch Mazeration in Speichel bei erhöhter Temperatur; bei der Stärke von Canna indica ist die Extraction bei 35—40° C. nach H. v. Mohl langsam, bei 50—55° C. in wenig Stunden vollendet; eine geringere Temperatur genügt für Weizenstärke, eine höhere ist für die Kartoffel erforderlich. Nägeli giebt im Allgemeinen 40—47° C. an. 2) Nach Melsens soll eine ähnliche Extraction auch durch organische Säuren, Diastase, Pepsin eintreten; 3) nach Nägeli gelingt sie auch bei sehr langsamer Einwirkung von Salzsäure oder Schwefelsäure, die mit Wasser so verdünnt ist, dass sie die Stärkekörner nicht quellen macht; 4) nach Franz Schulze wird die Granulose durch gesättigte Kochsalzlösung, welche ein Procent (wasserfreie) Salzsäure enthält, bei 60°C. in 2—4 Tagen ausgezogen; das Residuum, welches die Organisation des Stärkekorns noch vollkommen zeigt, betrug nach Dragendorff 5,7 Procent bei der Kartoffelstärke, 2,3 Procent bei der Weizenstärke. — Diese Skelete färben sich mit Iod gar nicht (Nägeli's Schwefelsäurepräparat nach 5/4jähriger Extraction), oder sie werden kupferroth, stellenweise, wo die Extraction unvollkommen war, bläulich. Sie sind in kochendem Wasser nicht quellbar (liefern keinen Kleister). Bei 70° C. wird nach v. Mohl das ganze Stärkekorn von Speichel gelöst, das bei 40—55° C. hergestellte Skelet aber ist gegen Speichel von 70° unempfindlich.

Innerhalb der lebenden Zelle kann die Stärke in sehr verschiedener Weise gelöst werden, wahrscheinlich geschieht es hier meist unter dem Einfluss des Protoplasmas oder doch unter Mitwirkung stickstoffhaltiger Verbindungen des Zellsaftes. Zuweilen beginnt die Lösung ähnlich wie bei den obigen Extractionen mit Entfernung der Granulose, während die Cellulose zurückbleibt; doch findet diess oft nur stellenweise statt: die Extraction schreitet an einzelnen Stellen von aussen nach innen vor; die extrahirten Stellen färben sich mit wässrigem Iod kupferroth, die übrige Masse blau, dann zerfällt das Korn in Stücke, die endlich völlig gelöst werden. (Im Endosperm des keimenden Weizens Fig. 52 *B*). In anderen Fällen beginnt die Auflösung ebenfalls an einzelnen Stellen des Umfangs, es wird jedoch sofort die ganze Substanz fortschreitend gelöst, es bilden sich Löcher, endlich zerfällt das Korn auch hier in Stücke (Zea Mais Fig. 52 *A*). In den Cotyledonen der keimenden Bohne beginnt die Auflösung der ellipsoidischen Körner von innen; noch bevor sie in Stücke zerfallen, wird die Granulose oft so vollständig ausgezogen, dass sie mit Iod kupferrothe,

stellenweise bläuliche Färbung annehmen; später wird Alles gelost. In der keimenden Kartoffel und dem Wurzelstock von Canna lanuginosa dagegen schreitet die Auflösung der Körner von aussen nach innen, Schicht um Schicht wegnehmend, vor. Wahrscheinlich kommt es hier wie bei der Einwirkung des Speichels darauf an, ob das Lösungsmittel langsam wirkend zuerst die Granulose extrahirt oder energisch eingreifend die ganze Substanz löst; Beobachtungen an Keimpflanzen derselben Art, die sich bei verschiedener Temperatur entwickeln, würden hier vielleicht entsprechende Unterschiede zeigen.

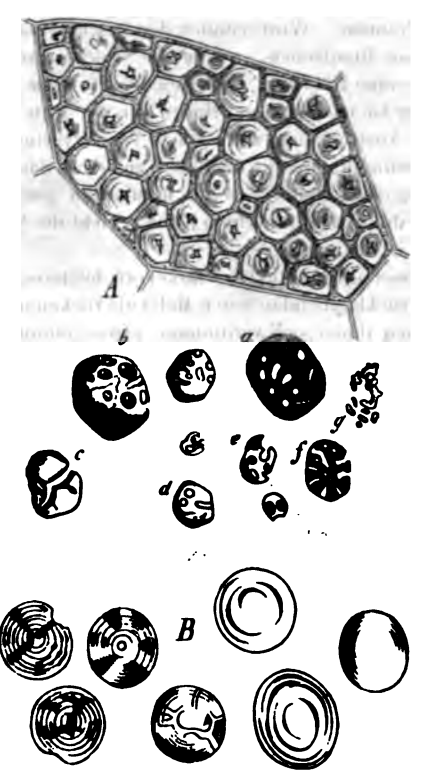


Fig. 52. *A* eine Zelle des Endosperms von Zea Mais mit dicht gedrängten, deshalb polyedrisch geformten Stärkekörnern erfüllt; zwischen den Körnern liegen dünne Platten von vertrocknetem feinkörnigem Protoplasma; durch Austrocknung sind im Innern der Körner kleine Höhlungen und Risse entstanden. *a—g* Stärkekörner aus dem Endosperm eines keimenden Maissamens. — *B* Stärkekörner (linsenförmige) aus dem Endosperm eines keimenden Samens von Triticum vulgare; die beginnende Einwirkung des Lösungsmittels macht sich zunächst durch deutlicheres Hervortreten der Schichtung bemerklich (800).

c) Löslichkeit, Quellung. Werden Stärkekörner in kaltem Wasser zerdrückt, so tritt ein kleiner Theil der Granulose als Lösung aus, Zusatz von Iod bewirkt eine Fällung feinkörniger blauer Häute[1]). Mit feinem Sand zerriebene Stärkekörner sollen eine wirkliche Granuloselösung an kaltes Wasser abgeben. Andere Flüssigkeiten, wie verdünnte Säuren, bewirken nicht sowohl eine Lösung der Stärke, als vielmehr Umwandlung derselben in andere Stoffe (Dextrin, Dextrose), die sich nun lösen.

Wasser von wenigstens 55° C. bewirkt bei den grösseren, wasserreicheren Stärkekörnern Aufquellen und Kleisterbildung, bei kleinen, dichteren beginnt diess nach Nägeli mit 65°. Im trockenen Zustande erhitzt, werden sie bei etwa 200° C. so verändert, dass nachherige Befeuchtung Quellung verursacht; die Substanz wird dabei aber chemisch verändert, in Dextrin verwandelt. — Bei der Kleisterbildung quellen zuerst die wasserreicheren inneren Theile; die äusserste Schicht quillt kaum, sie wird zersprengt und bleibt lange Zeit, selbst nach Zerfällung der inneren Partieen in kleine Partikeln, als Haut mit Iod nachweisbar. Eine ähnliche Wirkung bringt eine schwache kalte Kali- oder Natronlösung hervor; das Volumen eines Korns kann dabei auf das 125fache steigen und soviel Flüssigkeit eingelagert werden, dass das gequollene (verkleisterte) Korn nur noch 2—$^1/_2$ Procent Substanz enthält.

§ 10. Der Zellsaft. Man kann das Wort Zellsaft in einem weiteren und engeren Sinne verstehen. In jenem würde es die Gesammtmasse aller Flüssigkeiten bedeuten, mit denen die Zellhaut, der Protoplasmakörper und alle anderen organisirten Gebilde der Zelle durchtränkt sind, und gleichzeitig die in den Vacuolen des Protoplasmas enthaltenen Säfte umfassen; in einem engeren Sinne pflegt man

1) Ueber wirkliche Löslichkeit der Stärke vergleiche man meine Bemerkungen im Handbuch der Experimentalphysiol. p. 410.

h nur diese letzteren als Zellsaft zu bezeichnen. Jedenfalls hat man
die Zusammensetzung des Zellsaftes für eine sehr verschiedene zu halten,
m er im Protoplasma, im Chlorophyll, der Zellhaut, den Stärkekörnern
derselben Zelle verbreitet (imbibirt) ist oder sich als Vacuolenflüssigkeit
die letztere mag im Allgemeinen das Reservoir darstellen, aus welchem
sirten, imbibitionsfähigen Theile der Zelle ihre Bedürfnisse befriedigen,
m sich aber auch andererseits die überschüssig gewordenen löslichen
ons- und Stoffwechselproducte und aufgenommenen Nährstoffe zeitweilig
n. Ein Bestandtheil des Zellsaftes, das Wasser, ist der Vacuolenflüssig-
den durchtränkten geformten Gebilden immer gemeinsam. — Die Be-
des Zellsaftwassers am ganzen Aufbau der Zelle ist im Einzelnen bereits
rigen Paragraphen vielfach hervorgehoben worden. Seine Bedeutung für
st eine sehr mannigfaltige: einmal ist es das allgemeine Lösungs- und
mittel der Nahrungsstoffe innerhalb der Zelle; das Wasser selbst tritt
in in die chemische Formel der in der Pflanze erzeugten Stoffe, seine
sind bei der Erzeugung der assimilirten Stoffe wesentlich; zum Aufbau
isirten Gebilde, der Zellhaut, der Protoplasmagebilde und Stärkekörner
ntbehrlich (Organisationswasser); das Wachsthum des ganzen Zellkörpers
n der Wasseraufnahme, der Anhäufung des Zellsaftes als Vacuolenflüssig-
ttelbar ab (vergl. Fig. 1, 13, 14); die Zunahme des Umfangs zumal rasch
der Zellen ist der Anhäufung des Saftes in ihnen nahezu proportional.
ostatische Druck, den die Vacuolenflüssigkeit auf Protoplasmaschlauch
wand übt, wirkt mit bei der Gestaltung der Zelle.

im Wasser des Zellsaftes gelösten Stoffe, theils von aussen her aufgenommene Salze,
der Pflanze selbst durch Assimilation und Stoffwechsel erzeugte Verbindungen, sind
e nicht unmittelbar Gegenstand morphologischer Betrachtung, auf die wir uns hier
llen beschränken. Nur das Inulin[1]), welches durch Einwirkung der Kälte und
ntziehender Mittel aus seiner Lösung im Zellsaft in bestimmten Formen nieder-
gen wird und im Innern der Zellen zur Anschauung kommt, mag hier noch beson-
rvorgehoben werden. Im Zellsaft gewisser Algen (Acetabularia) und mancher Com-
(vielleicht auch vieler andern Pflanzen) findet sich das Inulin, ein der Stärke und
cker nahverwandter Stoff, gelöst. In dem durch Anpressen oder Auskochung ge-
en Saft fällt es von selbst nach einiger Zeit in Form eines weissen, feinkörnigen Nie-
ges zu Bodens. Aus Lösungen krystallisirt es in Form sogenannter Sphärokrystalle
A), welche aus strahlig angeordneten krystallinischen Elementen bestehen. Inner-
r Zellen kann es als feinkörniger Niederschlag durch Austrocknung oder durch
Wasserentziehung mittels Alkohols (Fig. 53 *F*) sichtbar gemacht werden. Häufig
es sich schon nach Eintauchen dünner Schnitte des Gewebes in Alkohol in Form
r Sphärokrystalle in den Zellen nieder, die zumal nach Zusatz von Wasser deut-
rden (Fig. 53 *B*); viel grösser erhält man sie, wenn ganze Acetabularien oder
tücke von inulinhaltigen Geweben (Knollen und Stämme von Dahlia und Helianthus
s) längere Zeit in Alkohol oder in Glycerin liegen; im letzteren Falle umfasst ein
rystall sehr häufig viele Zellen des Gewebes (Fig. 53 *E*), ein Beweis, dass die kry-
he Anordnung durch die Zellwände nicht wesentlich gestört wird. Aehnliche
wie in *B* (Fig. 53) bilden sich, wenn inulinhaltige Gewebe gefrieren; sie lösen

chs: botan. Zeitg. 1864, p. 77. — Prantl: das Inulin, ein Beitrag zur Pflanzen-
. Preisschrift. München 1870. — Dragendorff: Materialien zu einer Monographie
. Petersburg 1870.

sich nach dem Aufthauen im Zellsaft nicht wieder auf. — Da die Sphärokrystalle aus radial gestellten, das Licht doppelbrechenden krystallinischen Elementen bestehen, so zeigen sie im polarisirten Licht das unter solchen Umständen zu Stande kommende Kreuz. Sie sind nicht quellungsfähig, lösen sich in sehr viel kaltem Wasser langsam, in wenig warmem Wasser von 50—55° C. schnell; in Kalilösung, Salpetersäure und Salzsäure lösen sie sich leicht, immer von aussen her abschmelzend; durch Kochen in sehr verdünnter Schwefel- oder Salzsäure wird das Inulin sofort in Glycose übergeführt. Iodlösungen (in Alkohol oder Wasser) dringen wohl in die feinen Spalten der Sphärokrystalle ein, bedingen aber keine eigentliche Färbung. An diesen Reactionen, sowie an ihrem Aussehen sind die Inulingebilde leicht und sicher zu erkennen. Werden inulinreiche Gewebemassen (Knollen von Inula Helenium, Helianthus tuberosus, Wurzeln von Taraxacum officinale und anderen Compositen) im lufttrockenen Zustand untersucht, so findet man die Parenchymzellen mit kantigen, unregelmässigen, glänzenden, farblosen Stücken erfüllt, die sich in polarisirtem Licht als krystallinisch erweisen und durch die genannten Reagentien als Inulin erkannt werden.

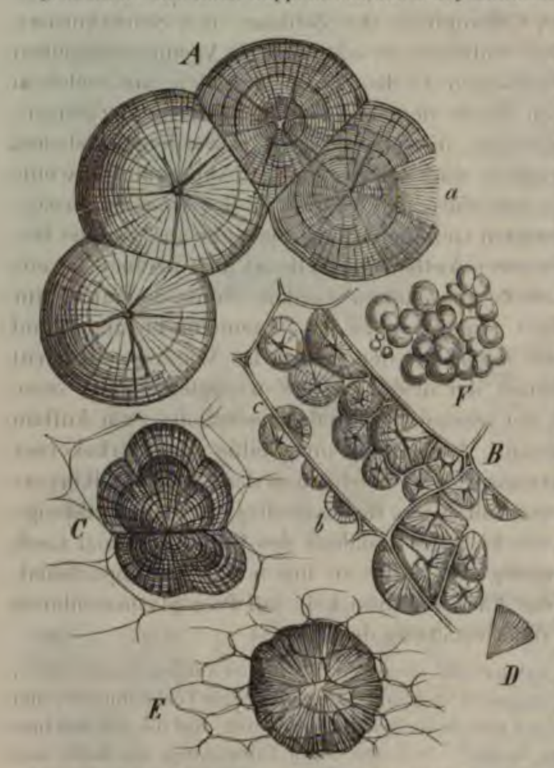


Fig. 53. Sphärokrystalle von Inulin. *A* aus einer wässerigen Lösung nach 2½ Monaten abgesetzt; bei *a* beginnende Einwirkung von Salpetersäure. — *B* Zellen der Wurzelknolle von Dahlia variabilis; ein dünner Schnitt hatte 24 Stunden in Alkohol von 90 Proc. gelegen und war dann in Wasser getaucht worden. — *C* zwei Zellen mit halben Sphärokrystallen, die ihr gemeinsames Centrum in der Mitte der trennenden Zellwand haben; aus einem 8 Mill. dicken Internodium am Gipfel einer ältern Pflanze von Helianthus tuberosus, welches längere Zeit in Alkohol gelegen; — *D* Bruchstück eines Sphärokrystalls; — *E* ein grosser, viele Zellen umfassender Sphärokrystall aus einem grösseren Knollenstück von Hel. tub. nach längerem Liegen in Alkohol. — *F* Inulin nach Verdunstung des Wassers aus einem dünnen Schnitt aus dem Knollen von Hel. tub. (nach 500mal. Vergr.; *E* schwächer vergr.).

Lässt man die Fruchtknoten und unreifen Früchte von Citrus Limonum und C. Aurantium einige Zeit in Alkohol liegen, so findet man im Gewebe derselben Concretionen, die den Sphärokrystallen des Inulins der Form nach vollständig gleichen; die chemischen Reactionen und die Löslichkeitsverhältnisse zeigen aber, dass sie nicht aus Inulin bestehen.

§ 11. Krystalle in Pflanzenzellen[1]. Die in § 7 beschriebenen krystallähnlichen Formen, in denen eiweissartige Stoffe, wohl immer gemengt mit anderen organischen Verbindungen, zuweilen auftreten, sind ziemlich seltene

1) Sanio: Monatsber. der Berliner Akad. April 1857, p. 254. — Hanstein: ebenda, 17. Novbr. 1859. — Gg. Holzner: Flora 1864, p. 273, p. 556 und 1867, p. 499. — G. Hilgers, Jahrb. f. wiss. Bot. VI. 1867, p. 285. — Rosanoff: bot. Zeitg. 1865 und 1867. — Solms-Laubach: bot. Zeitg. 1871, No. 31—33. — Hofmeister: Lehre von der Pflanzenzelle (Leipzig 1867) handelt p. 180 von den Cystolithen.

Körner im Plasmodium der Physareen (nach De Bary) auf; in den Epider-
llen der Blätter vieler Urticeen (Ficus, Morus, Broussonetia, Humulus,
neria u. a.) und im Stengel von Justiciaarten bilden sich durch eigenthüm-
Dickenwachsthum gestielte, keulenförmige, geschichtete Auswüchse der Zell-
die in das Lumen der Zellen hineinragen; in der Substanz dieser Zellstoff-
n »lagern sich Drusen von sehr kleinen, mikroskopisch einzeln kaum oder
unterscheidbaren Krystallen kohlensauren Kalkes ab, welche — wie ihr
lten bei Beleuchtung mit polarisirtem Lichte zeigt, — in jeder einzelnen
(Krystallgruppe) um den Mittelpunkt derselben strahlig geordnet sind«.
eister l. c.). Diese Gebilde sind als Cystolithen bekannt. — Noch feiner
ilt scheint der den Zellhäuten vieler Meeresalgen eingelagerte Kalk, deren
stenz dadurch steinhart und brüchig wird (Acetabularia Corollina, Melobe-
n).

Alle anderen bisher in Pflanzen aufgefundenen und genauer untersuchten
alle erweisen sich nach ihrer Form, wo diese kenntlich ist, und nach ihren
ionen, zumal durch ihre Unlöslichkeit in Essigsäure, ihre Lösung ohne Bla-
ldung in Salzsäure, als oxalsauren Kalk. Er ist besonders im Gewebe
rustenflechten, meisten Pilze und Phanerogamen sehr verbreitet und zwar
rm von sehr kleinen Körnchen von krystallinischer Structur, von Drusen,
bündeln (Raphiden) und oft von grossen, schönen Individuen mit völlig
bildeten Krystallflächen.

Bei den Pilzen und Flechten sind die krystallinischen Körnchen gewöhnlich
und nicht im Inneren der Zellen, sondern auf der Aussenseite der Zellwände
lagert, nicht selten in so grosser Zahl, dass dadurch das Hyphengewebe un-
sichtig und spröde wird; bei manchen Flechten sind winzige Körnchen von
sauren Kalk in die Membranen des dichten Bindegewebes eingelagert (Pso-
a lentigerum, De Bary); nur ausnahmsweise kommen bei den Pilzen krystal-
lte Ablagerungen im Inneren der Zellen vor, so z. B. in Form strahliger
in (Sphärokrystalle) in den Auftreibungen mancher Hyphen des Myceliums
Boletus caninus nach De Bary.

Bei den meisten Algen, den Muscineen und Gefässkryptogamen ist über das
ommen oxalsauren Kalkes wenig oder nichts bekannt; desto reichlicher ist
Gewebe der meisten Phanerogamen zu finden. Bei den Dicotylen tritt er
n Form prächtig ausgebildeter grosser Krystalle im Zellenlumen auf (z. B.
phyll und Blattstiele von Begonien, Stengel und Wurzel von Phaseolus); viel
figer sind indessen in dieser Klasse Krystalldrusen, die sich in einem Kern
protoplasmatischer Substanz auflagern (z. B. Cotyledonen von Cardiosper-

num Halicacabum), wobei die einzelnen Individuen nur an den freien Aussenseiten vollständig ausgebildet sind. Zuweilen (z. B. in den Haaren von Cucurbita) sieht man auch kleine, schön und allseitig ausgebildete Krystalle im circulirenden Protoplasma eingeschlossen.

Bei den Monocotylen, zumal denen aus den Verwandtschaftskreisen der Liliaceen und Aroideen, treten die Krystalle oxalsauren Kalks meist in Form langer, sehr dünner Nadeln auf, die parallel neben einander liegend sogen. Raphiden (Nadelbündel) darstellen, derart, dass sie gewöhnlich die meist langgestreckten Zellen mehr oder minder vollständig ausfüllen; derartige Nadeln entstehen auch bei der herbstlichen Entfärbung und Entleerung der Blätter vieler Holzpflanzen in grosser Menge, in denen sie während der Vegetationszeit fehlen.

Wo die Krystalle im Lumen der Zelle liegen, und diess ist der gewöhnliche Fall bei den Angiospermen, da sind sie häufig, vielleicht immer mit einem dünnen Häutchen überzogen, welches nach der Auflösung des oxalsauren Kalkes zurückbleibt und wahrscheinlich als ein Protoplasmaüberzug betrachtet werden darf; so ist es nach älteren Angaben Payen's selbst bei den Raphiden, nach eigener Beobachtung und Angaben Anderer auch bei grösseren Einzelkrystallen und Drusen.

In die Substanz der Zellhaut eingelagert kommt der oxalsaure Kalk bei d[illegible] Dicotylen, wie es scheint, nur selten vor; Salms-Laubach (l. c.) nennt verschie[illegible] dene Arten von Mesembryanthemum (M. rhombeum, tigrinum lacerum, stra[illegible] neum, Lemanni) und Sempervivum calcareum, bei denen gewisse Schichten [illegible] Aussenwand der Epidermiszellen der Blätter mit feinen Körnchen oder (Semp[illegible] vivum) mit eckigen grösseren Stückchen von krystallinischem oxalsaurem K[illegible] durchstreut sind.

Sehr verbreitet ist dagegen, nach der Entdeckung des genannten Forsch[illegible] das Vorkommen von Krystallen oxalsauren Kalks in der Substanz der Zellwa[illegible] dungen bei den Gymnospermen, meist in Form kleiner Körnchen von unken[illegible] licher Gestalt, aber grosser Zahl, nicht selten aber auch in wohl ausgebild[illegible] Krystallen. Im Bastgewebe aller Stammtheile finden sich derartige Einlager[illegible] bei den Cupressineen, Podocarpus, Taxus, Cephalotaxus, Ephedra, sie f[illegible] dagegen bei Phyllocladus trichomanoides, Gingko biloba, Dammara australis [illegible] allen untersuchten Abietineen. Die kleinen, eckigen Körnchen oder grös[illegible] Krystallindividuen sind gewöhnlich der erweichten Mittellamelle zwischen [illegible] Elementen des Bastgewebes eingelagert. In viel weiterer Verbreitung noch [illegible] im Bast kommt der oxalsaure Kalk der Zellmembran eingelagert im prim[illegible] Rindenparenchym der Zweige und Blätter der Gymnospermen vor, mit etw[illegible] Ausnahme mancher Abietineen; auch hier ist die Mittellamelle der gemeins[illegible] Wandung zwischen je zwei Zellen der Sitz der Krystallbildung, ebenso in [illegible] Bündeln dickwandiger Zellen unter der Epidermis (z. B. Ephedra). Die in [illegible] parenchymatischen Geweben der Gymnospermen vielfach zerstreuten, dickwa[illegible] digen, oft verzweigten Faserzellen, die sogen. Spicularzellen, enthalten nicht [illegible] ten in ihren äusseren Schichtencomplexen Krystalle eingelagert, die beson[illegible] bei Welwitschia mirabilis in grosser Zahl und schönster Ausbildung auftr[illegible] Löst man die Krystalle durch Salzsäure, so behalten die entleerten Höhlung[illegible] Hautsubstanz vollständig die Form der Krystalle, so dass ein Ungeübter [illegible] noch zu sehen glaubt. Endlich ist auch die verdickte Aussenwand [illegible]

Epidermis der Gymnospermen häufig mit feinen Körnchen (Welwitschia, Taxus baccata, Ephedra u. a.) oder mit ausgebildeten kleinen Krystallen (Biota orientalis, Libocedrus Doniana, Cephalotaxus Fortunei u. a.) durchstreut.

An diese Einlagerungen in die Zellhaut selbst schliessen sich die von Rosanoff (Bot. Zeitg. 1865 u. 1867) im Mark von Kerria japonica, Ricinus communis, im Blattstiel verschiedener Aroideen (Anthurium, Philodendron, Pothos) entdeckten Krystalldrusen an, welche, im Lumen der Zelle liegend, durch einfache oder verzweigte Zellstofffäden mit der Wandung verbunden und selbst mit einem Zellstoffhäutchen überzogen sind.

Die Krystallformen, in denen der oxalsaure Kalk in den Pflanzenzellen auftritt, sind ausserordentlich mannigfaltig, eine Folge zunächst des Umstandes, dass diese Verbindung in zwei verschiedenen Krystallsystemen krystallisirt, je nachdem sie mit sechs oder mit zwei Aequivalenten Wasser verbunden ist. Der oxalsaure Kalk, welcher sechs Aequivalente Krystallwasser enthält $\left(\begin{matrix}CaO\\CaO\end{matrix}\right\} C_4O_6 + 6\,aq\Big)$ krystallisirt im quadratischen System, die Stammform desselben ist ein stumpfes Quadratoctaeder (in Brief-Couvert-Form); häufig findet man Combinationen des quadratischen Prismas mit dem stumpfen Octaeder. Die Raphiden gehören aber ihrem Verhalten im polarisirten Licht gemäss nach Holzner in das klinorhombische System, in welchem der oxalsaure Kalk mit zwei Aequivalenten Krystallwasser $\left(\begin{matrix}CaO\\CaO\end{matrix}\right\} C_4O_6 + 2\,aq\Big)$ krystallisirt. Die Stammform der zahlreichen hierher gehörigen Combinationen ist ein Hendyoeder, es bildet abgeleitete Formen, welche dem Kalkspath (so z. B. bei den Ablagerungen in der Zellwand), und andere, welche dem schwefelsauren Kalk sehr ähnlich sind. Die Krystalldrusen (Sphärokrystalle) können aus Individuen des einen oder des anderen Systems bestehen.

Ueber die physiologische Bedeutung des oxalsauren Kalkes ist Buch III, Cap. 2 das Nöthige gesagt. Hier mögen aber noch einige Bemerkungen über die unmittelbar wahrnehmbaren Beziehungen der Krystalle zu den sie erzeugenden Zellen Raum finden.

Wenn die Krystalle so klein bleiben, dass ihr Volumen im Verhältniss zu dem der Zelle selbst unbeträchtlich erscheint, so behält die letztere ihren gewöhnlichen Charakter, sie kann bewegliches Protoplasma, Zellkern, Chlorophyll und Stärke besitzen (Cucurbita-Haare, Mesophyll von Begonia); füllt dagegen ein Krystall, oder eine Druse, oder ein Raphidenbündel, oder endlich ein Haufen kleiner Krystalle eine Zelle beinahe oder zum grossen Theil aus, so pflegen keine anderen geformten Theile vorhanden zu sein, es scheint, als ob in solchen Fällen die Zelle gewöhnlich einem Ruhezustand oder selbst langsamer Zersetzung entgegenginge; hat sich schon in früher Jugend eine grössere Krystallmasse in einer Zelle gebildet, so bleibt sie oft kleiner und dünnwandiger als ihre Nachbarn; die Raphiden führenden Zellen zeigen gelockerte, quellende Wände und gewöhnlich sind die Raphidenbündel von einem dicken gummiähnlichen Schleim umgeben; eine ähnliche Beziehung macht sich dies geltend, dass bei den Gymnospermen die der Zellwand eingelagerten Körnchen und Krystalle gewöhnlich in einer erweichten, verschleimten Mittellamelle oder in den cuticularisirten Schichten der Epidermis liegen.

Zweites Kapitel.

Morphologie der Gewebe.

§ 12. Begriffsbestimmung. Als Gewebe im weitesten Sinne können wir jede Verbindung von Zellen bezeichnen, welche von einem gemeinsamen (meist aber nicht gleichartigen) Wachsthum beherrscht wird. Derartige Zellenverbände können auf verschiedene Weise zu Stande kommen. — Die betreffenden Zellen können anfangs isolirt sein, nachträglich während ihres Wachsthums sich berühren und an den Berührungsflächen ihrer Wände so verschmelzen, dass die Grenzfläche zwischen ihnen unkenntlich wird; so geschieht es z. B. bei den durch Theilung entstandenen Schwesterzellen in den Mutterzellen von Pediastrum, Coelastrum, Hydrodictyon; die Schwesterzellen zeigen hier innerhalb der Mutterzelle eine längere Zeit andauernde »wimmelnde« Bewegung, bevor sie sich in eine Fläche (Pediastrum) oder in Form eines sackartig hohlen Netzes (Hydrodictyon) an einander legen und ein Gewebe bildend fortwachsen.

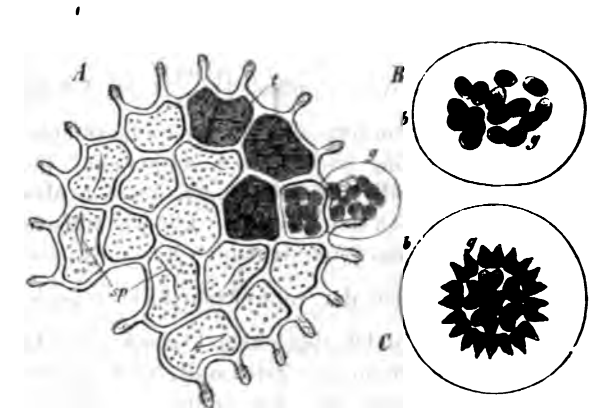


Fig. 54. Pediastrum granulatum, nach A. Braun (400): *A* eine aus verwachsenen Zellen bestehende Scheibe; bei *g* tritt soeben die innerste Hautschicht einer Zelle hervor; sie enthält die durch Theilung des grünen Protoplasmas entstandenen Tochterzellen; bei *t* verschiedene Theilungszustände der Zellen; *sp* die Spalten in den bereits entleerten Zellhäuten. *B* die ganz ausgetretene innere Lamelle der Mutterzellhaut, stark erweitert, (*b*) enthält die Tochterzellen *g*, diese sind in lebhaft wimmelnder Bewegung. *C* dieselbe Zellenfamilie 4½ Stunde nach ihrer Geburt, 4 Stunden nach Eintritt der Ruhe der kleinen Zellen; diese haben sich zu einer Scheibe geordnet, welche bereits anfängt, sich zu einer solchen wie in *A* auszubilden.

In ähnlicher Weise verwachsen die im Embryosack der Phanerogamen durch freie Zellbildung entstandenen Schwesterzellen (Endosperm) unter einander und mit der Haut des Embryosackes selbst, um als geschlossenes Gewebe fortzuwachsen und sich durch Theilung zu vermehren.

Bei den Pilzen und Flechten kommt die Gewebebildung dadurch zu Stande, dass dünne, aus Zellreihen bestehende Fäden (die Hyphen) und Zweige derselben von verschiedenem Ursprung neben einander liegend an ihren Spitzen fortwachsen; jeder Faden wächst für sich und mehrt seine Zellenzahl durch Theilung und verzweigt sich vielfach, es geschieht diess aber so, das die verschiedenen Hyphen an bestimmten Stellen des ganzen Pilz- oder Flechtenkörpers eine übereinstimmende Ausbildung erfahren; so kommen Flächen, Stränge, Hohlgebilde u. s. w. zu Stande, welche, ein gemeinsames Wachsthum zeigend, dennoch aus einzelnen individuell sich entwickelnden Elementargebilden bestehen (Fig. 55).

Mit Ausnahme der genannten und einiger verwandten Fälle kommt aber die Bildung vielzelliger von gemeinsamem Wachsthum beherrschter Körper im Pflan-

mer dadurch zu Stande, dass die durch oft wiederholte Zweitheilung
samen Urmutterzellen entstandenen Gewebezellen schon durch die Art
wandbildung von Anfang an im Zusammenhang bleiben; die Zellen
venigstens anfangs, so vereinigt, dass sie eher wie Kammern in einer
vachsenden Masse erscheinen (Fig. 56).

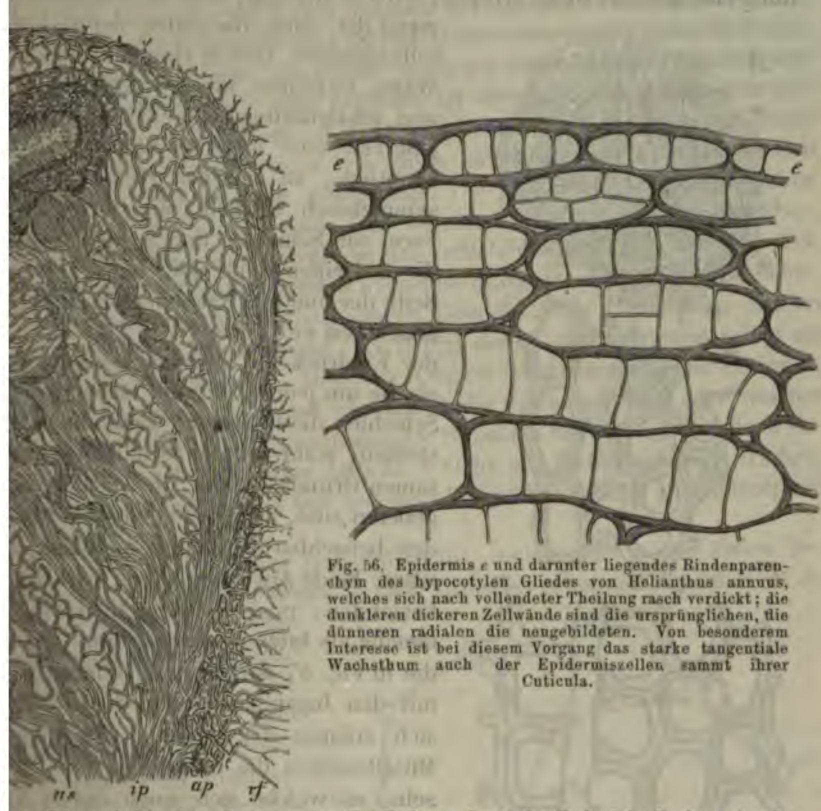


Fig. 56. Epidermis *e* und darunter liegendes Rindenparenchym des hypocotylen Gliedes von Helianthus annuus, welches sich nach vollendeter Theilung rasch verdickt; die dunkleren dickeren Zellwände sind die ursprünglichen, die dünneren radialen die neugebildeten. Von besonderem Interesse ist bei diesem Vorgang das starke tangentiale Wachsthum auch der Epidermiszellen sammt ihrer Cuticula.

nes Längsschnitts eines Gastromyceten (Crucibulum vulgare) den Verlauf der Hyphen zeigend; ne derselben sind mit einer wässrigen Gallert erfüllt, die wahrscheinlich durch Verschleimung der tschichten der Fäden entstanden ist. Genaueres über die innere Organisation vergl. II. Buch; ldung ist halb schematisch, insofern die Hyphen für die geringe Vergrösserung des Ganzen (etwa 25) zu dick und nicht so zahlreich sind, wie in der Natur.

nnte die beiden zuerst genannten Formen der Gewebebildung als unechte
ten als echter unterscheiden; eine scharfe Grenze besteht aber nicht. In vielen
ist das Endosperm nur seiner ersten Anlage nach ein unechtes Gewebe durch
g ursprünglich isolirter Zellen entstanden, in seiner weiteren Fortbildung durch
ng wird es zu einem echten Gewebe (z. B. Ricinus u. a. m.); die Herstellung
flachen geschieht bei der Berindung mancher Algen und der Gattung Chara durch
einzelner Zellenfäden, aber so, dass dadurch Verbände zum Vorschein kommen,
echten Geweben nicht mehr zu unterscheiden sind. Man vergleiche ferner
Schwendener (Das Mikroskop. II, 563 ff.), über das Wachsthum von Acrochae-
reum, Stypopodium atomarium, Delesseria Hypoglossum und der Moosblätter.
Berindung der Ceramiaceen s. Nägeli, Die neueren Algensysteme [Neuenburg
Nägeli und Cramer: Pflanzenphysiol. Untersuchungen).

§ 13. **Ausbildung der gemeinsamen Wandung gewebeartig verbundener Zellen**[1]. Ist die Zellhaut zwischen zwei benachbarten Zellen dünn, so erscheint sie auch bei den stärksten Vergrösserungen als einfache Lamelle; zuweilen ist diess auch dann der Fall, wenn sie bereits eine namhaftere Dicke erreicht hat (bei saftigen Parenchymzellen). Gewöhnlich erst wenn die Wandung eine grössere Dicke erreicht, wird es sichtbar, dass die eine Seite der Scheidewand der einen, die andere der anderen Nachbarzelle angehört. Tritt in einer hinreichend verdickten Wand zwischen zwei Gewebezellen Schichtung und schalenartige Differenzirung hervor, so wird jederzeit eine mittlere Lamelle (*m* in Fig. 57) kenntlich, an welcher rechts und links, meist symmetrisch vertheilt, die übrige Zellsubstanz in Form von Schichten und Schalen anliegt, so dass die der einen Seite der einen, die der anderen Seite der anderen Nachbarzelle ausschliesslich anzugehören *scheinen* (*i* in Fig. 57). Es kann so der Eindruck auf den Beobachter entstehen, als ob die um jeden Zellraum concentrisch gelagerten Schichten die ihm allein zukommende Wand darstellten, während die Mittellamelle einer gemeinsamen Grundsubstanz, in welcher die Zellen eingebettet sind, angehörte, oder als ob dieselbe von den benachbarten Zellen ausgeschieden worden wäre. Beide Ansichten haben wirklich längere Zeit bestanden; man bezeichnete damals die Mittellamelle als Intercellularsubstanz. Vergleicht man die in Fig. 57 dargestellten älteren Gewebestücke mit den Jugendzuständen derselben, so drängt sich anfangs der Gedanke auf, es könnten die Mittellamellen die ursprünglichen dünnen Wände sein, an welche sich innen durch Apposition Verdickungsschichten beiderseits angelagert haben; auch diese Ansicht hat ihre Vertreter gefunden, von denen die Mittellamelle als primäre Zellhaut bezeichnet wurde. Dem entsprechend findet man die übrige Verdickungsmasse als secundäre, oder wenn sie in zwei Schalen differenzirt ist, als secundäre und tertiäre Haut der Zelle beschrieben.

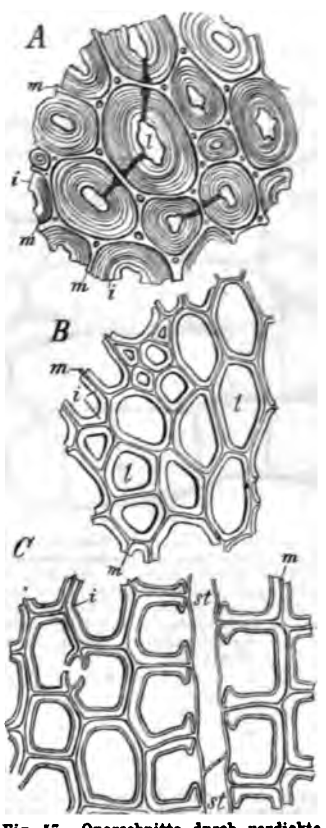


Fig. 57. Querschnitte durch verdickte Zellen mit deutlicher Bildung von Mittellamellen (*m*); *i* ist überall die gesammte, neben dieser liegende Hautsubstanz; *l* das Lumen der Zelle, aus welchem der Inhalt entfernt ist. — *A* aus dem Bindegewebe des Stammes von Lycopodium Chamaecyparissus; *B* Holzzellen aus dem innern Theil des Holzes eines jungen Fibrovasalstranges von Helianthus annuus; *C* Holz von Pinus silvestris, *st* ein Markstrahl (800).

Die Mittellamelle ist bei verholzten Geweben meist dünn, aber stark brechend und von dichter, nicht quellungsfähiger Substanz; durch Auflösung [illegible]

1) H. v. Mohl: Vermischte Schriften botanischen Inhalts. Tübingen 1845, p. [illegible] H. v. Mohl: Die vegetabilische Zelle, p. 196. — Wigand: Intercellularsubstanz und C[illegible] [Br]aunschweig 1850. — Schacht: Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Ge[illegible] [18]56, I, p. 108. — Müller: Jahrb. f. wiss. Bot. 1867, V, p. 387. — Hofmeister: Lehre [von der Pfl]anzenzelle. Leipzig 1867, §. 31.

blossen Zellhaufen; so geschieht es im Fleische mancher saftiger Früchte
ei den Schneebeeren im Winter); künstlich kann diese Trennung zu-
lurch anhaltendes Kochen im Wasser herbeigeführt werden (Kartoffel-

Entstehung der Scheidewände in Gewebezellen, die durch Zweitheilung
mehren, fordert keineswegs die Annahme, dass sie aus zwei Lamellen
glich zusammengesetzt seien; in diesem Falle würde man bei sorgfältiger
ng der Verhältnisse solcher Gewebe, wo zahlreiche Theilungen einander
nd später Intercellularräume auftreten, zu ungemein complicirten Annah-
noch dazu dem Wachsthum durch Intussusception widersprächen) hin-
werden. Selbst in solchen Fällen, wo der Gewebeverband der Zellen
rwachsung ursprünglich getrennter Zellen (die nicht Schwestern sind) zu
ommt, ist die Vereinigung der Häute so innig, dass keine Grenzlinie mehr
ehmen ist und die Bildung einer Mittellamelle auch in solchen Fällen [1])
wie die Bildung der Mittellamelle überhaupt, dass die hypothetische
che nicht besteht, dass die Spaltung der homogenen Lamelle eine Folge
denen Wachsthums auf ihren beiden Seiten ist. Sowohl die Art und
wie die Spaltungen der homogenen dünnen Scheidewände auftreten, als
Bildung der Mittellamelle dicker Wände sprechen gegen die Annahme
sprünglich doppelten Scheidewand bei den Gewebezellen [2]).
Spaltung der Scheidewände und das Wachsthum der nun getrennten
derselben führt zu mannigfaltigen Configurationen im Inneren der Ge-
die man sämmtlich unter den Begriff der Intercellularräume subsumiren
Dahin gehören vor Allem die grossen luftführenden Lücken im Gewebe
asser- und Sumpfpflanzen (Nymphaeaceen, Irideen, Marsiliaceen u. v. a.),
ung des Hohlraums zwischen Kapselwand und Sporensack in der Frucht
bmoose [3]) — Nicht selten knüpfen sich an die Entstehung von Intercellu-
en eigenthümliche Wachsthumsvorgänge der sie begrenzenden Zellen; ich
r nur drei sehr verschiedene Beispiele dafür anführen: die Bildung der
nungen, die Athemhöhlen der Marchantien, die Harz- und Gummigänge
n).
er noch auf ganz andere Weise trägt das Verhalten der Scheidewand zweier
ur Herstellung luft- oder saftführender Canäle bei, welche, ähnlich den
der saftführenden Intercellularräumen, continuirliche Systeme in der Ge-
asse eines Pflanzenkörpers bilden können: es geschieht dadurch, dass die
wände benachbarter Zellen theilweise oder ganz aufgelöst werden; da-
erden die Höhlungen langer Zellenzüge eines Gewebes in offene Verbin-
setzt, die einzelnen Zellen selbst werden zu den Gliedern schlauchartiger
hrenförmiger Gebilde; Unger hat dieselben treffend als Zellfusionen be-

---

Beispiele s. bei Hofmeister: Handbuch I. p. 262—263.
Eine weitere Ausführung dieses Satzes ist hier nicht möglich. Ich erinnere hier nur
altbarkeit der Krystalle, als an einen analogen Fall; die Spaltungsflächen sind durch
larstructur vorgezeichnet, aber zwischen ihnen und wirklichen, noch so feinen
ein grosser Unterschied.
Die weiten Luftcanäle im Stamm der Equiseten, Gräser, Alliumarten, Umbelliferen,
en entstehen dagegen durch Aufhören des Wachsthums innerer Gewebemassen, Ver-
und Zerreissen derselben, während die umliegenden Gewebe fortwachsen.

Form eines dreiseitigen Prismas mit concaven Seiten annimmt (Fig. 58 *z*); er füllt sich mit Gas, und stellt nun einen der so gewöhnlichen Intercellularräume dar, die im Parenchym ein continuirliches System von engen Canälen bilden. Nicht selten wachsen nun die den Intercellularraum umgrenzenden Wandstücke lebhaft fort; dadurch wird dieser erweitert, die Zellen nehmen unregelmässige Umrisse an oder erscheinen im Querschnitt sternförmig, nur mit kleinen Flächenstücken einander berührend (Parenchym auf der Unterseite vieler Laubblätter von Dicotylen, Stengel von Juncus effusus). Auch mitten in der Wandfläche, wo keine andere Wand sie schneidet, können Spaltungen der homogenen Lamelle örtlich eintreten, zuweilen beschränken sich diese auf engumgrenzte Stellen, die

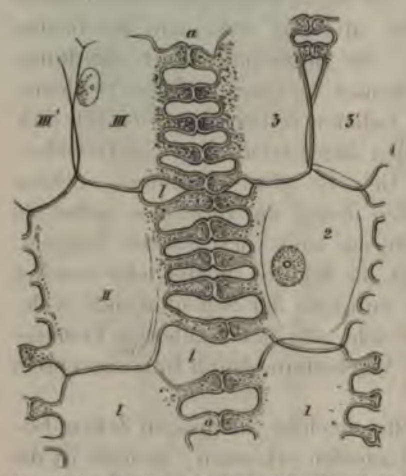


Fig. 59. Zwei radial verlaufende Zellreihen (*I, II. III* und 1, 2, 3) des Rindenparenchyms der Wurzel von Sagittaria sagittifolia im Querschnitt; *a* die Ausstülpungen, *e* die Hohlräume zwischen diesen (etwa 350).



Fig. 60. Aus einem Querschnitt des Blattes von Pinus pinaster; *h* Hälfte eines Harzganges, links daneben Chlorophyll führende Parenchymzellen mit Einfaltungen *f* der Haut; *t* tüpfelähnliche Bildungen (der Inhalt der Zellen durch Glycerin contrahirt, er enthält Oeltropfen) (800).

dann als flache Höhlungen in der sonst homogenen Scheidewand zu erkennen sind. In anderen Fällen erfolgt die Spaltung der Scheidewand in zwei Lamellen so, dass nur einzelne rundliche Stellen ungespalten bleiben, die getrennten Stücke wachsen lebhaft durch intercalares Wachsthum fort, und es entstehen schlauchartige Ausstülpungen der benachbarten Zellen, die in der Mitte noch die ursprünglich ungespaltenen Hautstücke als Scheidewände erkennen lassen (Fig. 59). In noch anderen Fällen folgt auf die partielle Spaltung der Scheidewand ein örtliches Wachsthum der beiden Lamellen (oder nur einer) so, dass eine in den Zellraum hineinwachsende Einfaltung entsteht, wie Fig. 60 *f* zeigt. Bei manchen Arten der Gattung Spirogyra endlich spaltet sich die Querwand zwischen je zwei Zellen in zwei Lamellen, deren jede nun in eigenthümlicher Weise wächst, es wird eine Einstülpung nach dem Innern der Zelle hin gebildet, die dann, wenn die Nachbarzellen sich trennen, etwa wie ein vorher eingestülpter Handschuhfinger herausgestülpt wird. — Wenn bei allseitig verbundenen Gewebezellen die einfachen Wände sich überall (wohl immer von den anfänglichen Intercellularräumen ausgehend) in zwei Lamellen spalten und sich abrunden, so tritt auf diese Weise eine völlige Auflösung des Gewebes in isolirte Zellen ein, das Gewebe wird

zu einem blossen Zellhaufen; so geschieht es im Fleische mancher saftiger Früchte z. B. bei den Schneebeeren im Winter); künstlich kann diese Trennung zuweilen durch anhaltendes Kochen im Wasser herbeigeführt werden (Kartoffelknollen).

Die Entstehung der Scheidewände in Gewebezellen, die durch Zweitheilung sich vermehren, fordert keineswegs die Annahme, dass sie aus zwei Lamellen ursprünglich zusammengesetzt seien; in diesem Falle würde man bei sorgfältiger Erwägung der Verhältnisse solcher Gewebe, wo zahlreiche Theilungen einander folgen und später Intercellularräume auftreten, zu ungemein complicirten Annahmen (die noch dazu dem Wachsthum durch Intussusception widersprächen) hingeführt werden. Selbst in solchen Fällen, wo der Gewebeverband der Zellen durch Verwachsung ursprünglich getrennter Zellen (die nicht Schwestern sind) zu Stande kommt, ist die Vereinigung der Häute so innig, dass keine Grenzlinie mehr wahrzunehmen ist und die Bildung einer Mittellamelle auch in solchen Fällen [1]) beweist, wie die Bildung der Mittellamelle überhaupt, dass die hypothetische Grenzfläche nicht besteht, dass die Spaltung der homogenen Lamelle eine Folge verschiedenen Wachsthums auf ihren beiden Seiten ist. Sowohl die Art und Weise, wie die Spaltungen der homogenen dünnen Scheidewände auftreten, als auch die Bildung der Mittellamelle dicker Wände sprechen gegen die Annahme einer ursprünglich doppelten Scheidewand bei den Gewebezellen [2]).

Die Spaltung der Scheidewände und das Wachsthum der nun getrennten Lamellen derselben führt zu mannigfaltigen Configurationen im Inneren der Gewebe, die man sämmtlich unter den Begriff der Intercellularräume subsumiren kann. Dahin gehören vor Allem die grossen luftführenden Lücken im Gewebe vieler Wasser- und Sumpfpflanzen (Nymphaeaceen, Irideen, Marsiliaceen u. v. a.), die Bildung des Hohlraums zwischen Kapselwand und Sporensack in der Frucht der Laubmoose [3]) — Nicht selten knüpfen sich an die Entstehung von Intercellularräumen eigenthümliche Wachsthumsvorgänge der sie begrenzenden Zellen; ich will hier nur drei sehr verschiedene Beispiele dafür anführen: die Bildung der Spaltöffnungen, die Athemhöhlen der Marchantien, die Harz- und Gummigänge (s. unten).

Aber noch auf ganz andere Weise trägt das Verhalten der Scheidewand zweier Zellen zur Herstellung luft- oder saftführender Canäle bei, welche, ähnlich den luft- oder saftführenden Intercellularräumen, continuirliche Systeme in der Gesammtmasse eines Pflanzenkörpers bilden können: es geschieht dadurch, dass die Scheidewände benachbarter Zellen theilweise oder ganz aufgelöst werden; dadurch werden die Höhlungen langer Zellenzüge eines Gewebes in offene Verbindung gesetzt, die einzelnen Zellen selbst werden zu den Gliedern schlauchartiger oder röhrenförmiger Gebilde; Unger hat dieselben treffend als Zellfusionen be-

---

1 Beispiele s. bei Hofmeister: Handbuch I. p. 262—263.

2 Eine weitere Ausführung dieses Satzes ist hier nicht möglich. Ich erinnere hier nur an die Spaltbarkeit der Krystalle, als an einen analogen Fall; die Spaltungsflächen sind durch die Molecularstructur vorgezeichnet, aber zwischen ihnen und wirklichen, noch so feinen Spalten ist ein grosser Unterschied.

3 Die weiten Luftcanäle im Stamm der Equiseten, Gräser, Alliumarten, Umbelliferen, Compositen entstehen dagegen durch Aufhören des Wachsthums innerer Gewebemassen, Vertrocknen und Zerreissen derselben, während die umliegenden Gewebe fortwachsen.

welche den Intercellularraum *i* (die Athemhöhle) mit der äusseren Luft verbindet (Fig. 64). Es ist der Erwähnung werth, dass vor der Theilung der Mutterzelle bereits eine deutliche, nicht allzudünne Cuticula diese gleich den Nachbarzellen der Epidermis überzieht. Sie ist zumal auch in dem Zustand *B* Fig. 62 noch in ihrer Continuität kenntlich; bei der Spaltung der Scheidewand in zwei Lamellen reisst sie zuletzt durch (Fig. 63), und durch Cuticularisirung der äussersten Schicht der nun getrennten Lamellen setzt sich die Cuticula später auf die Spaltflächen fort (Fig. 64). Die Verfolgung der Entstehung der Spaltöffnung auf Flächenansichten zeigt, dass die Spaltung der Scheidewand nicht durch ihre ganze Fläche sich erstreckt, dass vielmehr oben und unten (des Blatt senkrecht gedacht) ein Theil derselben als einfache Lamelle erhalten bleibt (vergl. § 15. Fig. 73—75). Die beiden den Spalt umschliessenden Zellen (die Schliesszellen) unterscheiden sich nicht nur durch diese eigenthümliche Art der Theilung und des Wachsthums von den übrigen Epidermiszellen, sie sind auch durch ihren Chlorophyll- und Stärkegehalt von ihnen unterschieden.

2) Bei der zu den Lebermoosen gehörigen Familie der Marchantien ist die Entstehung und Structur der Spaltöffnungen *sp* (Fig. 65 *B*) viel complicirter, davon indessen später; hier sei nur hervorgehoben, dass schon vor der Anlegung derselben die Epidermiszellen

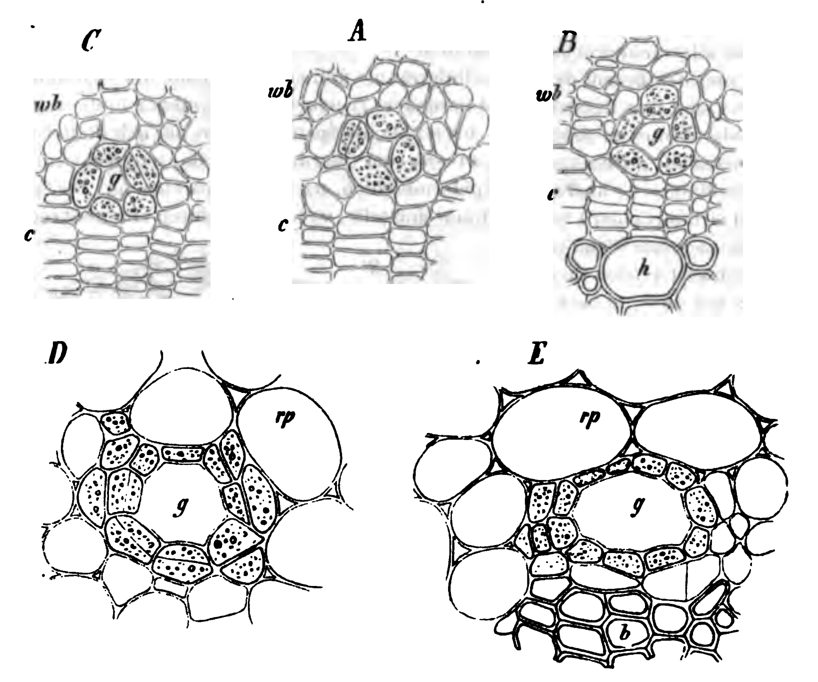


Fig. 66. Saftführende Intercellulargänge im jungen Stamme von Hedera Helix (Querschnitt 800). *A, B, C* zeigen junge Gänge, (*g*) an der Grenze von Cambium *c* und Weichbast *wb* gelegen; *h* Holz. — *D* und *E* grössere und ältere Gänge (*g*) an der Grenze von Bast (*b*) und Rindenparrenchym (*rp*) liegend.

sich von den darunter liegenden ablösen, und zwar so, dass die Trennungsflächen (von oben gesehen) rhomboidische Felder unter der Epidermis darstellen, welche durch Wände ungetrennter Zellen (*ss* Fig. 65 *B*) von einander abgegrenzt sind. Diese ganze Zellenschichten trennenden Intercellularräume, deren jeder in seiner Mitte durch eine Spaltöffnung nach aussen mündet, sind nun dazu bestimmt, das chlorophyllhaltige Gewebe dieser Pflanzen in sich aufzunehmen. Die den Boden des flächenartig ausgebreiteten ...ellularraumes darstellende Zellschicht nämlich treibt (nach wiederholten Theilungen ...cht zur Fläche) Ausstülpungen aufwärts in den Hohlraum; diese wachsen, ähnlich

manchen Fadenalgen, fort, theilen und verzweigen sich und bilden Chlorophyllkörner, während alles übrige Gewebe dieser Pflanzen kein Chlorophyll erzeugt.

3) Die Entstehung der Harz- und Gummigänge beruht ebenfalls auf der Bildung von Intercellulargängen mit besonderer Ausbildung der sie umgrenzenden Zellen. Da ich auf ihr sonstiges Verhalten noch zurückkomme, so genügt es, das zu unseren gegenwärtigen Betrachtungen Passende an einem Beispiel hervorzuheben. Fig. 66 zeigt derartige Gänge im Querschnitt junger Stengeltheile von Hedera Helix. Zustände wie in *B*, *C* zeigen deutlich, dass der Intercellularraum durch Auseinanderweichen von 4—5 Zellen entsteht, und dass diese letzteren, durch ihren trüben, körnigen Inhalt ausgezeichnet, sich durch Theilungen vermehren; auf eine derartige nachträgliche Vermehrung und entsprechendes Wachsthum der den Gang umgrenzenden Zellen ist auch die Bildung der viel weiteren Gänge (*D* und *E*) zurückzuführen. Durch das Wachsthum der den Intercellulargang umgrenzenden Zellen sowie durch die Art ihrer Theilungen, ihres Inhalts und durch den Umstand, dass sie einen eigenthümlichen Saft in den Gang hinein ausscheiden, erscheint ein derartiges Gebilde als eine individualisirte Partie des Gewebes, die sich von ihrer Umgebung scharf abzeichnet und ihre eigene physiologische Bedeutung hat.

§ 14. Gewebeformen und Gewebesysteme. Die ganze Masse des Zellgewebes, welches den Körper einer Pflanze darstellt, kann gleichartig oder ungleichartig sein; im ersten Fall sind sämmtliche Zellen einander ähnlich, ihre Verbindungsweise überall gleichartig. Dieser Fall ist im Pflanzenreich selten, und nur die einfachsten Gewächse sind so gebaut. Da in einem homogenen, nicht differenzirten Gewebe alle Zellen unter einander gleich sind, so ist ihre Vereinigung zu einem Ganzen physiologisch und morphologisch von sehr untergeordneter Wichtigkeit, weil jede Zelle den Charakter des ganzen Gewebes repräsentirt; daher geschieht es in diesen Fällen nicht selten, dass die Zellen sich wirklich isoliren, vereinzelt fortleben; man spricht dann von einzelligen Pflanzen; nur wenig höher stehen diejenigen, welche aus einer unverzweigten Reihe ganz gleichartiger Zellen, oder aus einer flächenförmigen oder körperlichen Anordnung von solchen bestehen. — Wo zahlreiche und dichtgedrängte Zellen eine Gewebemasse bilden, da ist es der gewöhnliche Fall, dass verschiedene Gewebeschichten sich verschieden ausbilden: der Pflanzenkörper besteht dann aus einem differenzirten Gewebe, aus verschiedenen Gewebeformen. Im Allgemeinen ist die Anordnung derselben dadurch bestimmt, dass einerseits die



Fig. 67. Querschnitt des Stammes von Selaginella inaequalifolia: Das aus mehreren Zellschichten bestehende Hautgewebe hat dunkelgefärbte dicke Zellwände; das dünnerwandige Grundgewebe umhüllt drei Fibrovasalstränge, die durch grosse Intercellularräume (*l*) von ihm getrennt sind (800).

ganze Gewebemasse sich nach aussen hin abzuschliessen sucht, es tritt ein Unterschied äusserer Gewebeschichten gegenüber der inneren Grundmasse des Gewebes hervor; im Inneren des von den Hautgeweben umschlossenen Körpers aber treten bei höheren Pflanzen abermals Differenzirungen ein, es bilden sich strangförmige Anordnungen von Zellen, umgeben von einem zwischen ihnen und der Haut liegenden Grundgewebe; jene Gewebestränge (Gefässbündel, Bündel, Faserstränge, Fibrovasalstränge) folgen in ihrem Längsverlauf im Allgemeinen der Richtung des stärksten Wachsthums, welches ihrer Differenzirung unmittelbar vorausgeht. Sowohl die Hautschicht als die Stränge und die dazwischen liegende Grundmasse des Gewebes sind aber gewöhnlich in sich nicht gleichartig: das Hautgewebe selbst differenzirt sich oft in Gewebeschichten von verschiedener Natur, jeder Strang thut dasselbe in verschiedener Weise und meist in noch höherem Grade. Auf diese Art treten bei höheren Pflanzen an die Stelle verschiedener Gewebeschichten Systeme von Gewebeformen, die wir einfach als Gewebesysteme bezeichnen können: wir finden also für gewöhnlich ein Hautsystem, ein Strangsystem und das System des Grundgewebes zwischen ihnen (Fig. 67). Aber überall, wo in einem Pflanzenkörper eine derartige Differenzirung der Gewebe hervortritt, da findet diese erst nachträglich statt; ursprünglich besteht die ganze Masse eines wachsenden Pflanzentheils (Stamm, Blatt, Wurzel) immer aus einem gleichartigen Gewebe, aus welchem durch verschiedene Ausbildung seiner Schichten jene Gewebesysteme hervorgehen; man kann dieses noch nicht differenzirte Gewebe der jüngsten Pflanzentheile als Urgewebe jenen anderen gegenüberstellen [1].

a) Innerhalb eines jeden Gewebesystems können die Zellen in sehr verschiedener Weise geformt und angeordnet, ihr Inhalt und ihre Zellhaut verschieden ausgebildet sein, sie können in jedem System theilungsfähig oder theilungsunfähig sein [2]. Sind die Zellen an den Enden zugespitzt und viel länger als breit, zugleich mit ihren Enden zwischen einander eingeschoben, so dass keine Intercellularräume vorhanden sind, dann wird das Gewebe als Prosenchym bezeichnet; sind die Zellen dagegen reihenweise angeordnet, mit breiten Flächen einander begrenzend, dünnwandig, nicht viel länger als breit, und bilden sie Intercellularräume, so stellen sie ein parenchymatisches Gewebe dar. Beiderlei Gewebeformen gehen vielfach in einander über und in dem Gebrauch des Wortes Parenchym herrscht ausserdem bei den Pflanzenanatomen eine peinliche Unbestimmtheit. — Manche Gewebeformen lassen sich überhaupt nicht unter einen dieser beiden Begriffe, wenn sie irgend etwas Bestimmtes bezeichnen sollen, subsumiren; so z. B. das Gewebe der Pilze und Flechten, selbst das der Fucaceen. — Sowohl im Parenchym wie im Prosenchym können

[1] Es dürfte nicht überflüssig sein, hier einstweilen zu bemerken, dass Mark und Rinde weder Gewebeformen noch Gewebesysteme, sondern ganz unbestimmte, undefinirbare Begriffe sind; man spricht z. B. von Rinde bei Thallophyten in einem ganz anderen Sinne als bei Gefässpflanzen, die Rinde der Monocotylen ist etwas anderes als die der Coniferen und Dicotylen; bei letzteren hat das Wort einen ganz anderen Sinn für junge und für ältere Stammtheile. Aehnlich ist es mit dem Mark.

[2] Eine Aufzählung der Nomenclatur der Gewebe hätte hier keinen Nutzen; ich werde bei der Darlegung des Sachverhaltes selbst theils in den nächstfolgenden Paragraphen, theils auch erst im II. Buche, je nachdem die Betrachtung der verschiedenen Objecte und Verhältnisse es mit sich bringt, auf die Kunstausdrücke hinweisen. Ich halte mich dabei, wenn auch mit geringen Abweichungen an die von Nägeli (Beiträge zur wiss. Botanik 1858, Heft I) vorgeschlagenen Benennungen und Unterscheidungen.

die Zellen dickwandig oder dünnwandig, verholzt oder unverholzt, kann der Inhalt saftig oder Luft sein. Es wäre zweckmässig, den von Mettenius gebrauchten Namen Sclerenchym dahin zu verallgemeinern, dass man sowohl parenchymatisch wie prosenchymatisch verbundene Zellen, wenn sie nicht nur verdickt, sondern auch hart sind, als Sclerenchym bezeichnete; so hätte man Sclerenchym im Kork, im Grundgewebe (z. B. die dunklen Stränge im Stamm von Pteris aquilina, die Steinschale der Pflaumen), im Holz; die sogenannten Steinzellen im Fleisch der Birne würden ebenfalls diesen Namen tragen. Mit einem Wort, man sollte mit diesem Namen nicht ein Gewebesystem, sondern nur eine physiologische Eigenschaft bestimmter Zellen eines Gewebesystems bezeichnen[1]. — Sind die Zellen eines Gewebes sämmtlich oder meist theilungsfähig, so ist es ein Theilungsgewebe (Meristem nach Nägeli), sind sie es nicht, so ist es ein Dauergewebe. Das Urgewebe jüngster Pflanzentheile ist immer Meristem und kann als Urmeristem unterschieden werden, da auch in älteren Pflanzentheilen einzelne Gewebepartieen merismatisch bleiben oder nachträglich werden, sie können als Folgemeristem bezeichnet werden. Es gab eine Zeit, wo man dieses Gewebe als Cambium bezeichnete; die ursprüngliche Bedeutung dieses Wortes aber wird zweckmässig festgehalten; es bedeutet dann speciell nur diejenige merismatische Schicht im Gewebe älterer Pflanzentheile, durch welche das Dickenwachsthum der Dicotylen und Coniferen bewirkt wird. — Die Anordnung der Zellen kann entweder eine einfache Zellenreihe liefern, die man als Zellenlinie der Zellfläche gegenüberstellt, wo die Zellen eine aus einer Schicht bestehende Lamelle bieten. Sind die Zellen nach allen Richtungen hin verbunden, so hat man eine körperliche Anordnung, einen Gewebekörper. Ist der letztere in einer Richtung sehr verlängert, wächst er besonders an einem oder beiden Enden fort, und liegt er im Inneren eines anderen Gewebes, so ist es ein Gewebestrang; gewöhnlich sind die Zellen eines solchen in Richtung seiner Länge gestreckt, häufig prosenchymatisch, man hat dann Prosenchymstränge; die wichtigste Form derselben sind die bei den höheren Kryptogamen und Phanerogamen im Grundgewebe verlaufenden Fibrovasalstränge, deren Zellen meist langestreckt, theils prosenchymatisch sind, und welche Gefässe enthalten, d. h. lange Reihen verholzter Zellen, deren Querwände durchbrochen sind.

b) Die jüngsten Stengeltheile, Wurzelspitzen, Blätter und andere Organe bestehen ganz aus Urmeristem; mit zunehmender Ausbildung erkennt man eine Sonderung desselben in Gewebeschichten und Stränge, welche die Anfänge der Gewebesysteme repräsentiren; innerhalb eines jeden Systems differenziren sich nach und nach die verschiedenen Gewebeformen desselben. Wo verschiedene Gewebesysteme in fertigem Zustand einander berühren, da kann oft nur die Entwicklungsgeschichte darüber entscheiden, ob gewisse Schichten dem einen oder dem anderen System angehören, besonders auch deshalb, weil in verschiedenen Systemen gleichartige Zellformen vorkommen: so kann z. B. Parenchym und Prosenchym, Sclerenchym und Folgemeristem sowohl im Grundgewebe wie in den Fibrovasalsträngen auftreten; den unter der Epidermis liegenden Schichten kann man es oft nicht ansehen, ob sie dem Hautgewebe oder dem daran grenzenden Grundgewebe angehören. So kommen auch verschiedene Formen von Drüsen, Schlauchgefässe, Milchsaftgefässe, Harz- und Gummigänge in allen drei Systemen oder im Grundgewebe und den Fibrovasalsträngen vor. Die eben genannten Zellformen und Gewebeformen können daher nicht jenen drei Gewebesystemen gleichwerthig erachtet werden, sie kommen vielmehr als Constituenten verschiedener Gewebesysteme vor. Dennoch werde ich sie ihrer physiologischen Eigenthümlichkeiten wegen in einem besonderen Paragraphen zusammenfassend behandeln, während die anderen wichtigeren Gewebeformen bei den drei Systemen aufgeführt werden.

---

1) Vergl. Otto Buch: über Sclerenchymzellen. Breslau 1870.

§ 15. Die Hautgewebe[1]). Eine Differenzirung von Hautgewebe und innerem Grundgewebe kann selbstverständlich nur an Pflanzen und Pflanzentheilen hervortreten, welche aus einer körperlichen Gewebemasse bestehen; im Allgemeinen ist der Gegensatz beider um so deutlicher, je mehr der betreffende Pflanzentheil der Luft und dem Licht ausgesetzt ist, während unterirdische und submerse Theile ihn in geringerem Grade zeigen: auch ist gewöhnlich bei den zu längerer Lebensdauer bestimmten die Hautbildung eine vollkommenere. Der Unterschied von Haut und Grundgewebe kann nur dadurch hergestellt werden, dass die äusserlichen Zellenschichten bei sonst gleichem morphologischen Charakter nur durch die Dicke und Festigkeit ihrer Zellhäute sich auszeichnen, dabei meist kleiner sind als die tiefer nach innen liegenden; in diesem Falle pflegt eine scharfe Grenze beider Gewebe nicht hervorzutreten, die genannten Unterschiede machen sich nach und nach zunehmend geltend, je mehr die Zellschichten sich der Oberfläche nähern; so ist es unter den Algen gewöhnlich bei den Fucaceen und grösseren Florideen, so bei vielen Flechten und den Fruchtkörpern der Pilze; selbst am Stamm der Laubmoose ist die Hautbildung oft nur in dieser Weise angedeutet. — Eine weitere Ausbildung des Gegensatzes zwischen Haut und innerem Gewebe tritt dann hervor, wenn nicht nur eine scharfe Grenze zwischen beiden liegt, sondern auch eine wesentlich andere morphologische Ausbildung das Hautgewebe von dem inneren unterscheidet. Bei manchen Moosen und allen Gefässpflanzen ist wenigstens eine äussere Zellschicht als Hautgebilde in diesem Sinne zu unterscheiden, sie wird hier Epidermis genannt. An den echten Wurzeln und manchen wurzelähnlichen unterirdischen Stammtheilen, sowie bei vielen submersen Pflanzen überhaupt, ist sie nur wenig verschieden von dem darunter liegenden Gewebe; bei den meisten Stammtheilen und Blättern aber zeigt sie eine ganz besondere Ausbildung ihrer Zellen, dazu kommen die Spaltöffnungen und Haarbildungen der mannigfaltigsten Art. — Bei manchen Blättern und Stengeltheilen erleidet die Epidermis, nachdem sie bereits als eigenartiges Gewebe kenntlich geworden ist, ziemlich spät, während oder nach dem Knospenzustand der betreffenden Organe, Zelltheilungen, durch welche sie zwei- oder mehrschichtig wird. Von dieser »mehrfachen oder mehrschichtigen Epidermis« (Pfitzer l. c. p. 53) können zweckmässig durch den Namen Hypoderma[2]) solche Gewebeschichten unterschieden werden, welche sehr häufig unter der einfachen, seltener unter der mehrschichtigen Epidermis liegen und physiologisch als eine Verstärkung des Hautgewebes fungiren, ohne aber genetisch demselben anzugehören, während sie sich von dem tiefer liegenden Grundgewebe auffallend unterscheiden, obgleich sie der Entwickelung nach ein Theil desselben sind. Dieses Hypoderma besteht häufig aus Schichten oder Strängen dickwandiger, sclerenchymatischer Zellen, zuweilen selbst aus bastähnlichen Fasern, bei den Phanerogamen, zumal den Dicotylen ist das Hypoderma häufig als Collenchym ausgebildet, dessen Zell-

---

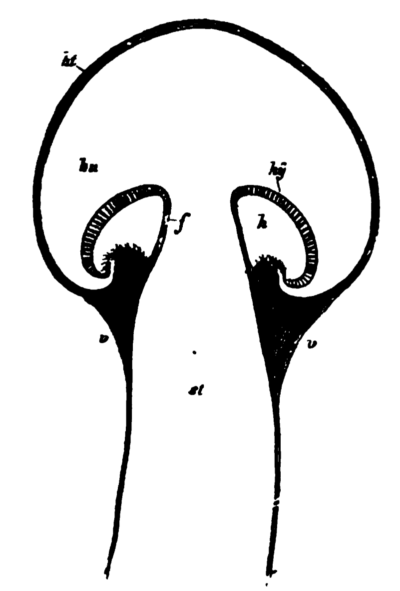
1) Durch die Einführung des Begriffes der Hautgewebe in der allgemeinen Fassung, wie ich ihn hier geltend mache, wird, wie ich glaube, einem wirklichen Bedürfniss der Histologie abgeholfen. Jedenfalls wird so eine Reihe histologischer Thatsachen, die bisher vereinzelt aufgeführt wurden, unter einen gemeinsamen und höheren Gesichtspunct gebracht.

2) Dem früher von mir gebrauchten Ausdruck »subepidermale Schichten« ziehe auch ich das von Kraus vorgeschlagene, von Pfitzer adoptirte Wort Hypoderma vor. Vergl. übrigens l. c.

wände an den Längskanten, wo je drei oder vier zusammentreffen, stark verdickt und in hohem Grade quellungsfähig sind (Fig. 21 *B*).

Bei langlebigen und mit starkem Dickenwachsthum begabten Pflanzentheilen gewinnt das Hautsystem eine weitere Ausbildung durch die Entstehung des Korkes; er entsteht durch nachträglich, oft sehr spät eintretende Zelltheilung in der Epidermis selbst oder in den darunter liegenden Gewebeschichten und durch Verkorkung der neu entstehenden Zellen. Sehr häufig ist die Korkbildung eine sich beständig oder mit Unterbrechung wiederholende, und wenn diess am ganzen Umfang gleichmässig geschieht, so entsteht eine geschichtete Korkhülle, das Periderm, welches die unterdessen gewöhnlich zerstörte Epidermis ersetzt und als Schutzmittel an Wirksamkeit übertrifft. Nicht selten greift aber die Korkbildung viel tiefer ein; es entstehen Korklamellen tief innerhalb des in die Dicke wachsenden Stammes, es werden Theile des Grundgewebes und der Fibrovasalstränge oder der später aus ihnen hervorgehenden Gewebemassen so zu sagen herausgeschnitten durch Korklamellen; da Alles, was ausserhalb einer solchen liegt, abstirbt und vertrocknet, so sammelt sich endlich eine peripherische Schicht vertrockneter Gewebemassen an, welche ihrer Form und ihrem Ursprung nach sehr verschieden sind; dieses an Nadelhölzern und vielen dicotylen Bäumen häufige Gebilde ist die Borke, das complicirteste Hautgebilde im Pflanzenreich.

a) Die Hautbildung der Thallophyten beschränkt sich meist darauf, dass die Zellen des Grundgewebes, je weiter nach aussen, desto fester und kleiner werden, häufig nehmen die Zellwände dunkle Färbungen an; so die äusseren Schichten des Rindengewebes



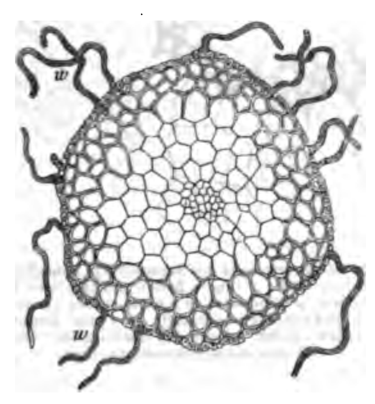


Fig. 69. Querschnitt des Stengels von Bryum roseum (90); *w* Wurzelhaare durch Auswachsen einzelner Zellen der äussersten Zellschicht entstanden.

Fig. 68. Fruchtkörper von Boletus flavidus im Längsschnitt, wenig vergrössert: *st* Stiel, *hu* Hut, *hy* Hymenium; *v* Velum; *h* der Hohlraum unter dem Hymenium; *f* Fortsetzung der Hymeniumschicht auf dem Stiel; —*ht* die abziehbare gelbe Haut des Hutes.

vieler Flechten, die äusseren Schichten der Peridie bei Gastromyceten und Pyrenomyceten; am Hut mancher Hymenomyceten lässt sich die Hautschicht in grossen Stücken abziehen (Fig. 68). Bei geringer Ausbildung des Unterschieds von Rinde und Mark bei jenen Thallo-

phyten kann es zweifelhaft erscheinen, ob man das äussere Gewebe als Rinde oder als Haut bezeichnen soll; bei grösserer Dicke des Rindengewebes aber ist die Haut von diesem meist zu unterscheiden. So wie bei höheren Pflanzen ist auch bei den Thallophyten die äusserste Zellschicht zur Bildung von Haaren geneigt.

Die Muscineen (Lebermoose, Sumpfmoose, Laubmoose) zeigen bezüglich der Hautbildung eine grosse Mannigfaltigkeit; während bei manchen anderen Lebermoosen kaum Andeutungen einer solchen vorkommen, tritt in der Gruppe der Marchantieen (Fig. 65) plötzlich eine vollständig entwickelte Epidermis mit Spaltöffnungen auf. Bei den Laubmoosen beschränkt sich die Hautbildung am belaubten Stengel darauf, dass die Zellen nach aussen hin enger und dickwandiger werden, dass ihre Wände tiefer roth gefärbt sind; die äusserste Schicht erzeugt oft zahlreiche lange Wurzelhaare (Fig. 69). — Bei den Sumpfmoosen (Sphagnum) dagegen nimmt eine äussere Zellschicht des Stammes oder 2—4 solche einen ganz abweichenden Charakter an; diese Zellen (e in Fig. 70) haben dünne farbige Wände, sie sind viel weiter als die des inneren Gewebes; die Wandungen zeigen zuweilen dünne,

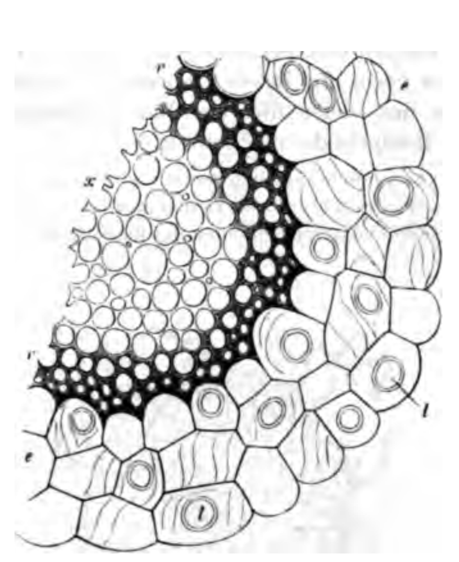


Fig. 70. Querschnitt des Stammes von Sphagnum cymbifolium (900); *x* innere Zellen mit farblosen weichen Wänden; *p* Rindenzellen, nach aussen immer enger und dickwandiger werdend; *e e* die Hautschicht; *l* Löcher, durch welche die übereinander stehenden Zellen derselben communiciren.

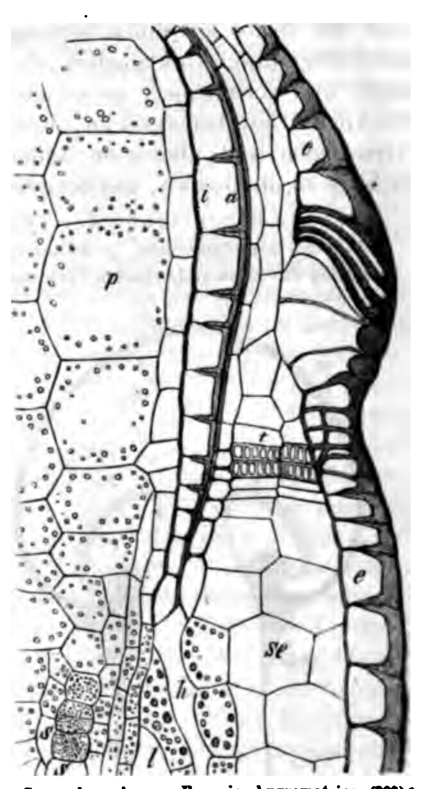


Fig. 71. Stück eines radialen Längsschnittes durch die Sporenkapsel von Funaria hygrometrica (300); *e* Epidermis, der dicke schwarze Strich im Umfang derselben ist die Cuticula (weitere Erklärung der Fig. s. II. Buch).

schraubig verlaufende Verdickungsbänder und sind nach aussen durch grosse Löcher geöffnet, ebenso unter einander durch solche (*l*) in Communication. Im ausgebildeten Zustand enthalten sie nur Luft oder Wasser, welches in ihnen, als in einem sehr wirksamen Capillarapparat emporsteigt. Innerhalb dieses Hautgewebes ist der Stamm dem der Laubmoose ähnlich; die Zellen werden nach aussen immer enger, dickwandiger, dunkler gefärbt. — Eine ähnliche Hautschicht und zu ähnlichen hygroskopischen Zwecken findet sich auf den Luftwurzeln der Orchideen und mancher Aroideen.

Wie bei den Laubmoosen die Gewebebildung überhaupt eine grössere Vollkommenheit in der Sporenfrucht erreicht, so auch bezüglich der Hautbildung; das mannigfach differenzirte innere Gewebe der Kapsel ist von einer hoch ausgebildeten echten Epidermis (zuweilen mit Spaltöffnungen) umgeben (Fig. 71).

b) **Die Epidermis**[1]. Bei den Gefässpflanzen besteht das Hautgewebe gewöhnlich nur aus einer einzigen, oberflächlichen Zellenschicht, der Epidermis; ihrer ersten Anlage nach ist sie sogar immer einschichtig; doch wird sie zuweilen durch ziemlich spät während oder nach dem Knospenzustand der betreffenden Organe eintretende Theilungen parallel der Oberfläche in zwei oder mehr Schichten gespalten; in solchen Fällen wollen wir die äussere als die eigentliche Epidermis von den unter ihr liegenden als den Verstärkungsschichten unterscheiden, diese letzteren bestehen gewöhnlich aus dünnwandigen, grossen Zellen mit wasserklarem Inhalt, weshalb sie Pfitzer auch als Wassergewebe bezeichnet. Derartige mehrschichtige Epidermen finden sich an den Blättern der meisten Ficusarten, den Stengeln und Blättern vieler Piperaceen, den Blättern der Begonien. Auch an den Wurzeln mancher Crinumarten spaltet sich die anfangs einfache Epidermis in mehrere Schichten, viel auffallender ist dies aber bei den Luftwurzeln der Orchideen und Aroideen, wo die betreffenden Zellschichten später ihren saftigen Inhalt verlieren und als lufthaltige Wurzelhülle (velamen) den Körper der Wurzel umgeben. — Von den aus der ursprünglich einfachen Epidermisschicht durch Theilung entstandenen Verstärkungsschichten ist das Hypoderma durch seine Entwickelung verschieden, da es aus den von der echten und einfachen Epidermis bedeckten Schichten des Grundgewebes entsteht. Die Zellen des Hypoderma können sich ebenfalls als Wassergewebe im obigen Sinne und oft zu enormer Dicke entwickeln, wie bei manchen Tradescantien und vielen Bromeliaceen; häufiger tritt es in Form von sehr dickwandigen, oft sclerenchymatischen Zellschichten auf, deren Entstehung aus dem Grundgewebe, nicht aus der Epidermis, wenigstens für Ephedra und Elegia erwiesen, für andere Fälle sehr wahrscheinlich ist. Während dieses sclerenchymatische Hypoderma bei Gefässkryptogamen (z. B. Equiseten, Farne) und in den Blättern der Gymnospermen vorwiegend verbreitet ist, findet sich in den Blattstielen und saftigen Stengeln der Angiospermen, zumal der Dicotylen, sehr häufig eine dritte Form, das Collenchym, dessen meist enge, aber lange Zellen dadurch auffallend ausgezeichnet sind, dass ihre Verdickungsmassen sich in den einspringenden Winkeln der Längskanten, oft sehr mächtig ablagern und in Wasser oder stärkeren Quellungsmitteln sehr quellbar sind (Fig. 21 *B*). Die Entstehung des Collenchyms aus dem Grundgewebe, also nicht aus der Epidermis ist zwar nur für Evonymus latifolius, Peperomia, Nerium und Ilex beobachtet, aber auch für die übrigen Fälle wahrscheinlich.

Wenn im Folgenden der Ausdruck Epidermis ohne weitere Bemerkung gebraucht wird, so ist darunter immer die gewöhnliche einfache oder die äussere Schicht der mehrschichtigen zu verstehen.

Die Zellen der Epidermis, ebenso die der Verstärkungsschichten und des Hypoderma, schliessen allseitig zusammen, Intercellularräume bilden sich nur zwischen den Schliesszellen der Spaltöffnungen, durch welche die Zwischenzellräume des Grundgewebes mit der umgebenden Luft communiciren. Dieser interstitienlose Zusammenhang ist zuweilen das einzige auszeichnende Merkmal der Epidermis, wie bei den untergetauchten Hydrilleen, Ceratophyllum u. a.; in anderen Fällen kommt noch die Haarbildung dazu, wie bei den meisten Wurzeln, wo die Zellen der Epidermis denen des Grundgewebes an Inhalt und Wandbeschaffenheit sonst gleich sind. Gewöhnlich ist aber an Stammtheilen und Blatt-

---

1) H. v. Mohl: verm. Schriften bot. Inhalts. Tübingen 1845, p. 260. — F. Cohn: de Cuticula. Vratislaviae 1850. — Leitgeb: Denkschriften der Wiener Akad. 1865, XXIV, p. 253. — Nicolai: Schriften der phys.-ökonom. Gesellsch. Königsberg 1865, p. 73. — Thomas: Jahrb. f. wiss. Bot. IV, p. 33. — Kraus: ebenda IV, p. 305 und V, p. 83. — Pfitzer: ebenda VII, p. 561, VIII, p. 17. — De Bary: bot. Zeitg. 1871, No. 9—11, No. 34—37.

gebilden die Epidermis frei von Chlorophyll, Stärke, überhaupt körnigem Inhalt, bei den Farnen und den genannten Wasserpflanzen, wohl auch in anderen Fällen enthalten aber auch die Epidermiszellen Chlorophyllkörner; nicht selten ist der, sonst farblose Zellsaft von einem rothen Stoff tingirt.

Die Form der Epidermiszellen ist an Organen mit vorwiegender Längenentwickelung, wie Wurzeln, langen Internodien und Blättern von Monocotylen, meist longitudinal gestreckt, bei Blättern mit breiter Fläche meist breit tafelförmig; in beiden Fällen sind die Seitenwände oft wellenartig ausgeschweift, so dass die benachbarten Zellen in einander eingreifen.

Die äusserste Hautlamelle der Epidermiszellen ist immer cuticularisirt und meist in dem Grade, dass Zellstoff in derselben nicht oder nur schwierig nachzuweisen ist; diese echte Cuticula läuft ununterbrochen über die Zellengrenzen hin und ist gegen die tieferliegenden Hautschichten scharf abgesetzt. Mit Iodpräparaten mit und ohne Zusatz von Schwefelsäure färbt sich die Cuticula gelb bis gelbbraun, sie ist auch in concentrirter Schwefelsäure unlöslich, löslich dagegen in kochender Kalilauge. An submersen Organen und Wurzeln ist sie sehr dünn, unmittelbar kaum zu sehen, aber durch Iod und Schwefelsäure sichtbar zu machen. Viel dicker ist die echte Cuticula an oberirdischen Stämmen und Blättern, sie kann hier durch Fäulniss oder Auflösung der darunter liegenden Zellen in concentrirter Schwefelsäure selbst in umfangreichen Lamellen dargestellt werden. In vielen Fällen, und besonders bei kräftigen Blättern und Internodien, ist die unter der Cuticula liegende Wandseite der Epidermiszellen stark, oft ausserordentlich stark verdickt, während die Innenwände dünn bleiben, die Seitenwände sind nach aussen hin meist stark verdickt, um sich nach innen plötzlich zu verdünnen. Die dicken Wandtheile sind meist in wenigstens zwei Schalen differenzirt; eine innerste, das Zellenlumen unmittelbar umgebende, dünne Schale zeigt die Reactionen des reinen Zellstoffs, während die zwischen ihm und der Cuticula liegenden Hautschichten mehr oder weniger cuticularisirt sind, um so mehr, je näher sie der Cuticula liegen. Nicht selten ziehen sich diese Cuticularschichten in den dicken Theil der Seitenwände hinab, wo sich dann zuweilen die Mittellamelle wie die echte Cuticula verhält, an welche sie sich aussen ansetzt. — Gleich der Cuticula isolirter Zellen (Pollenkörner, Sporen) hat auch die der Epidermis die Neigung, nach aussen hin vorspringende Buckeln, Knötchen, Leisten u. dgl. zu bilden, sie bleiben aber fast immer sehr niedrig und werden am besten in der Flächenansicht gesehen, so z. B. bei vielen zarten Blumenblättern (vergl. § 4. e).

Nach den neuen Untersuchungen De Bary's sind in der Substanz der Cuticularschichten der Epidermis Wachspartikeln eingelagert, die auf Schnitten nicht ohne Weiteres gesehen werden, aber in Form von Tröpfchen sich ausscheiden, wenn man jene bis etwa 100°C. erwärmt. Dieser Wachsgehalt (oft verbunden mit Harz) ist eine der Ursachen, welche die oberirdischen Pflanzentheile vor der Benetzung des Wassers schützen. Sehr häufig aber tritt das Wachs in noch unbekannter Weise über die Cuticula hervor und lagert sich hier in verschiedenen Formen ab, welche als sogen. Reif an Früchten und manchen Blättern, oder als continuirliche glänzende Ueberzüge auftreten, die sich nach dem Abwischen an jüngeren Organen wieder ersetzen, bei reifen Früchten von Benincasa incerifera (der Wachsgurke) sogar lange nach der Reife wieder erscheinen. — De Bary unterscheidet vier Hauptformen dieser Wachsüberzüge: der leicht abwischbare Reif oder Duft besteht aus kleinen Körperchen von zweierlei Form 1) aus Haufen zarter Stäbchen, Nädelchen; z. B. die weissbestaubten Eucalypten, Acacien, viele Gräser u. a. oder Körnchen in mehreren Schichten gehäuft, wie bei Kleinia ficoides und Ricinus communis; diess sind die gehäuften Wachsüberzüge. 2) Einfache Körnerüberzüge bestehen aus vereinzelten oder einander in einer Schicht berührenden Körnchen; diess ist die häufigste Form, z. B. Iris pallida, Allium cepa, Brassica oleracea u. a. 3) Stäbchenüberzüge aus dünnen, langen, oben gekrümmten, selbst lockenförmigen stabartigen Körperchen, die senkrecht auf der Cuticula stehen, gebildet: z. B. Heliconia farinosa und andere Musaceen, Cannaceen, Sacharum, Benincasa cerifera, Blätter

von Cotyledon orbicularis. 4) Membranähnliche Wachsschichten oder Krusten, a) als spröde Glasur bei Semperviven, Euphorbia caput Medusae, Thuja occid.; b) dünne Blättchen Cereus alatus, Opuntia, Portulaca oleracea, Taxus baccata; c) dicke zusammenhängende Wachskrusten, die zuweilen einen feineren inneren Bau, der Streifung und Schichtung der Zellhaut ähnlich, erkennen lassen: Euphorbia canariensis, Früchte von Myricaarten, Stengel von Panicum turgidum; auf dem Stamm der peruanischen Wachspalmen, besonders von Ceroxylon andicola, erreichen diese Krusten selbst 5 Millimet. Dicke, dünner, aber ähnlich gebaut sind die am Stamme von Chamaedorea Schiedeana. Nach Wiesner (bot. Zeitg. 1871, p. 771) bestehen diese Wachsplatten aus senkrecht neben einander stehenden, das Licht doppelt brechenden, vierseitigen Prismen.

Die Haare[1]) sind Producte der Epidermis; sie entstehen durch Auswachsen einzelner Epidermiszellen und sind bei den meisten Pflanzen in grosser Zahl vorhanden; wenn sie einem Pflanzentheil fehlen, so wird er kahl oder nackt genannt. Ihre Form ist ausserordentlich mannigfaltig. Die erste Andeutung der Haarbildung liegt in den papillenartigen Ausstülpungen der Epidermis vieler Blumenblätter, denen diese ihr sammtartiges Aussehen

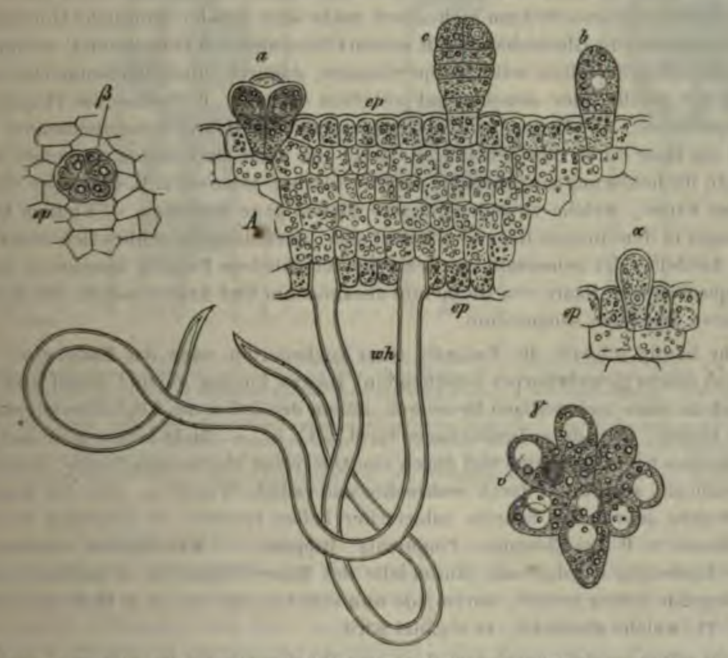


Fig. 72. Entwickelung der Haare auf dem Kelch einer Blüthenknospe von Althaea rosea (300); *wh* in *A* Wollhaare der Innenseite; *b* und *c* Drüsenhaare in verschiedenen Entwickelungszuständen, bei *a* (rechts) erste Anlage eines Drüsenhaares; *ep* bedeutet überall die (noch junge) Epidermis. Die Figuren *a* in *A*, dann *β* (links) und *γ* (rechts unten) zeigen die ersten Entwickelungszustände der Sternhaare (besser Haarbüschel), deren spätere Zustände in Fig. 41 zu vergleichen sind; in *A a* ist das Haar im Längsschnitt, in *β* und *γ* in der Ansicht von oben gezeichnet; die Zellen sind reich an Protoplasma, in diesem beginnt bei *γ* die Bildung von Vacuolen (*v*).

verdanken; zu den einfachsten Formen gehören auch die Wurzelhaare, die aus der Epidermis echter Wurzeln oder unterirdischer Stämme (Pteris aquilina, Equiseten u. a.) hervorwachsen; es sind dünnwandige schlauchförmige Ausstülpungen der Epidermiszellen, welche

1) A. Weiss: die Pflanzenhaare im IV. u. V. Heft der botan. Untersuchungen aus dem phys. Laborat. von Karsten 1867. — J. Hanstein: bot. Zeitg. 1868, p. 697 ff. — Rauter: zur Entwickelungsgesch. einiger Trichomgebilde. Wien 1871.

durch Spitzenwachsthum sich verlängern und nur ausnahmsweise sich verzweigen (so z. B. zuweilen bei Brassica Napus); bei den Gefässkryptogamen färbt sich ihre Wand gern braunroth; meist sind sie von kurzer Lebensdauer und verschwinden nach dem Absterben bis auf die letzte Spur. — Aehnlich verhalten sich die Wollhaare, welche frühzeitig an den noch in den Knospen befindlichen Blättern und Internodien der Gefässpflanzen, zumal der Dicotylen, entstehen. Bei der Entfaltung dieser Organe gehen sie häufig ebenfalls zu Grunde, sie fallen ab; so z. B. bei Aesculus Hipponastanum, Rhododendron, Aralia papyrifora, wo sie einen leicht abwischbaren Filz auf den frischentfalteten Blättern bilden; in anderen Fällen bleiben sie als wolliger Ueberzug, zumal der Blattunterseiten, erhalten. — Bei den Stachelhaaren ist die Wand meist dicker und verkieselt, hart; sie sind kürzer als die Wollhaare und oben zugespitzt, eine Querwand trennt die Ausstülpung von der Mutterzelle. — Treten an der freien Aussenwand einzelliger Haare zwei oder mehr Punkte mit gesteigertem Flächen- und Spitzenwachsthum auf, so entstehen verzweigte Formen mit continuirlichem Lumen. — Die papillöse Ausbuchtung der Epidermiszelle kann sich durch eine Querwand abtrennen, das Haar besteht dann aus einer in der Epidermis steckenden Basal- und einer freien Haarzelle (Aneimia fraxinifolia); die abgetrennte Papille kann aber auch unter beträchtlichem Längenwachsthum sich durch mehr oder minder zahlreiche Querwände gliedern, so entstehen die Gliederhaare (z. B. an den Filamenten von Tradescantia); zuweilen bilden die Gliederzellen derselben seitliche Sprossungen, dadurch entstehen baumartig verzweigte Gebilde mit quirlig oder abwechselnd gestellten Aesten (z. B. Verbascum Thapsus, Nicandra physoloides). — Treten in den Gliederzellen des Haares Längstheilungen ein oder wächst das Haar durch eine Scheitelzelle fort, die nach zwei Seiten Segmente bildet, so entstehen flächenförmig ausgebreitete Haare; hierher gehören z. B. die sogen. Spreublättchen der Farne, welche zuweilen jüngere Blätter ganz bedecken. — Endlich können die Theilungen in dem jungen Haar so orientirt sein, dass dasselbe schliesslich einen Gewebekörper darstellt, der seinerseits wieder sehr verschiedene Formen annehmen kann; z. B. die pappusförmigen Haare von Hieracium aurantiacum und Azalea indica, die Köpfenhaare von Korrea und Ribes sanguineum.

Sehr häufig schwillt die Endzelle einer gegliederten oder das Ende eines massiven (d. h. aus einem Gewebekörper bestehenden) Haares kugelig an und bildet sich dann gewöhnlich zu einer mehrzelligen Drüse aus, indem die Zellen des Köpfchens eigenthümliche Secrete bilden; über diese Drüsenhaare vergl. § 17. b. — Nicht selten theilt sich die über die Epidermis hervorgetretene und durch eine Querwand abgetrennte Papille, indem sie sich scheibenförmig ausbreitet, durch senkrechte und radiale Wände so, dass das Köpfchen aus einer strahlig geordneten Scheibe zahlreicher Zellen besteht; so entstehen die schildförmigen Haare, z. B. bei Eleagnus, Pinguicula, Hippuris. — Haarbüschel entstehen, wenn die der Epidermis angehörende Mutterzelle des Haares frühzeitig in mehrere neben einander liegende Zellen zerfällt, deren jede nun selbstständig zu einem Haar auswächst, wie bei Fig. 72, welche durch Fig. 41 ergänzt wird.

Nicht selten entsteht unter dem Haar eine Wucherung des Parenchyms, welcher auch die Epidermis folgt; das Haar selbst ist dann von einer zapfenartigen Emergenz oder Protuberanz des Blattes oder Stengels getragen und dieser oft mit seinem unteren Theil tief eingepflanzt; so z. B. bei den Stachelhaaren (Brennhaaren) der Brennnessel; so sind auch die Stachelhaare (Klimmhaare) auf den 6 vorspringenden Kanten des Hopfenstengels mit einer grossen basalen Ausbuchtung einer protuberirenden Gewebemasse eingewachsen, während dieselbe Haarzelle nach zwei entgegengesetzten Richtungen in scharfe Spitzen auswächst. Solche zweispitzige, einzellige Haare finden sich auch auf der Blattunterseite von Malpighia urens; sie sind 5—6 Millim. lang, spindelförmig, sehr dickwandig, und mit ihrem mittleren Theil der Epidermis (ohne Protuberanz) eingewachsen; hier lösen sie sich leicht ab und bleiben in der Haut der das Blatt streifenden Hand stecken. (Weiteres über die Morphologie der Haare vergl. § 22.)

Die Spaltöffnungen[1] fehlen der Epidermis echter Wurzeln immer, dagegen sind sie gewöhnlich auch an unterirdischen Axenorganen und Blättern vorhanden, selbst an untergetauchten finden sie sich zuweilen (Borodin l. c.); in grösster Menge aber bilden sie sich an den oberirdischen Internodien und Laubblättern, ohne indessen den Blumenblättern und und Carpellblättern zu fehlen, selbst im Inneren der Fruchtknospenhöhle bilden sie sich (z. B. bei Ricinus); sie sind da am häufigsten, wo ein lebhafter Austausch der Gase zwischen der Pflanze und der umgebenden Luft stattfindet, denn sie sind physiologisch genommen nichts Anderes als die Ausgänge der Intercellularräume des inneren Gewebes, die sich stellenweise zwischen den Epidermiszellen nach aussen öffnen; nur wird diess jederzeit

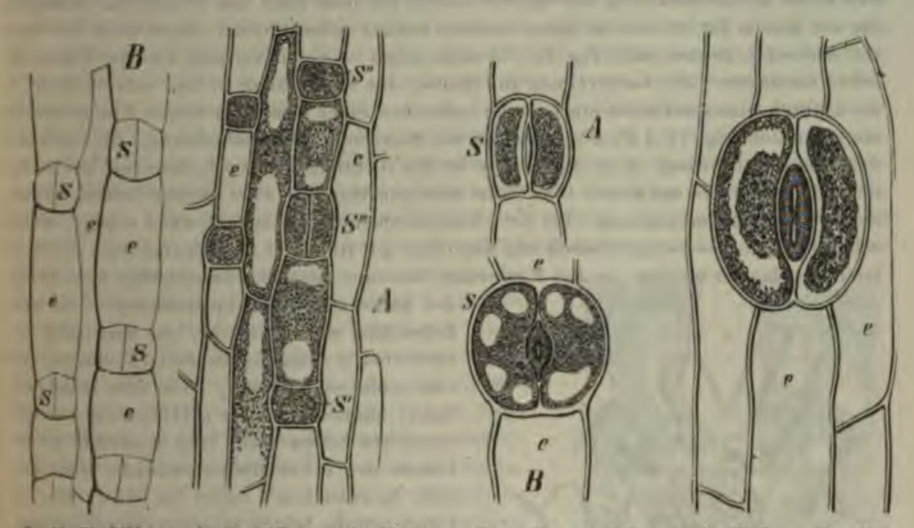


Fig. 73—75. Bildungen der Spaltöffnungen des Blattes von Hyacinthus orientalis, von der Fläche gesehen (800); die Präparate stammen von Blättern, die erst 3—4 Ctm. lang waren; sie wurden einfach durch Abziehen der Epidermis derselben gewonnen; *e* bedeutet überall die Epidermiszellen; *S* die Spaltöffnung. Die Reihenfolge der Entwickelung ist Fig. 73 *A*, *S'*, *S''*, *S'''*, dann Fig. 74 *A*, *B*, und endlich Fig. 75. — In Fig. 73 *B* ist ein Stück Epidermis mit bereits getheilten Spaltöffnungsmutterzellen nach Extraction des Protoplasmas mit Kalilösung und Essigsäure dargestellt. Derartige Präparate zeigen auf's Bestimmteste, dass die Scheidewand niemals vom Umfang aus nach innen wächst, sie ist entweder gar nicht oder in der ganzen Fläche da. — Fig. 75 zeigt die Schliesszellen nach Behandlung derselben mit Iodkalium, das Protoplasma ist contrahirt; die Spaltöffnung ist noch nicht fertig entwickelt.

durch einen eigenthümlichen Bildungsvorgang in einer jüngeren Epidermiszelle vorbereitet. Da die Spaltöffnungen erst ziemlich spät während oder nach der Entfaltung der Internodien und Blätter entstehen, so ist ihre Anordnung zum Theil von der bereits erlangten Form der Epidermiszellen abhängig; sind diese nach einer Richtung langgestreckt und reihenweise geordnet (z. B. Equisetum, Stengel und Laubblätter vieler Monocotylen, Pinus), so erscheinen auch die Spaltöffnungen in Längsreihen geordnet (die Spalte in Richtung der Wachsthumsaxe liegend, die Schliesszellen rechts und links davon); sind die Epidermiszellen in der Flächenansicht unregelmässig, ausgeschweift u. s. w., so ist die Lage der Spaltöffnungen eine mehr unbestimmte, scheinbar regellose. Die Zahl der Spaltöffnungen ist in der Epidermis chlorophyllhaltiger Organe gewöhnlich ausserordentlich gross; A. Weiss zählte auf

---

1) H. v. Mohl: verm. Schriften bot. Inhalts. Tübingen 1845, p. 245, p. 252. — Derselbe: botan. Zeitg. 1856, p. 701. — A. Weiss: Jahrb. f. wiss. Bot. IV. 1865, p. 125. — Czech: bot. Zeitg. 1865, p. 101. — Strasburger: Jahrb. f. wiss. Bot. V. 1866, p. 297. — E. Pfitzer: ebenda VII. 1870, p. 532. — J. Rauter: Mitth. der naturw. Vereins f. Steiermark 1870, Bd. II., Heft II. — Borodin: bot. Zeitg. 1870, p. 841. — Hildebrand: ebenda p. 1. — Hildebrand: einige Beob. aus dem Gebiete der Pflanzenanatomie. Bonn 1861.

einem Quadratmillimeter bei 54 untersuchten Arten 1—100 Spaltöffnungen, bei 38 Arten 100—200, bei 39 Arten 200—300, bei 9 Arten 400—500, bei 3 Arten 600—700 Oeffnungen. — Die Entstehung der Spaltöffnungen findet immer in der Art statt, dass zunächst durch Theilung einer jungen Epidermiszelle, der zuweilen mehrere vorbereitende Theilungen in dieser oder in benachbarten Epidermiszellen vorausgehen, eine Mutterzelle gebildet wird, welche sich mehr oder weniger abzurunden sucht, und aus welcher die Schliesszellen der Spaltöffnung durch Theilung hervorgehen. Die Mannigfaltigkeit dieser Vorgänge bis zu dem Punct, wo die Spalte selbst entsteht, lässt sich kaum in kurzen Worten zusammenfassen; ich ziehe es daher vor, einige Beispiele ausführlicher zu beschreiben. Eines der einfachsten bietet die Entwickelung der Spaltöffnungen auf dem Blatt von Hyacinthus orientalis, die wir bereits Fig. 61—64 an Querschnitten kennen gelernt haben; diese wolle der Leser mit den auf S. 89 stehenden Fig. 73—75 vergleichen, die den Vorgang von der Fläche gesehen darstellen. Die Vorbereitung zur Bildung der Spaltöffnung ist hier sehr einfach; es wird durch eine Querwand ein beinahe cubisches Stück von einer langen Epidermiszelle abgeschnitten (Fig. 73 *A S'*, *S''*); diess ist die Mutterzelle der Spaltöffnung. Sie theilt sich durch eine Längswand (d. h. durch eine in der Richtung der Wachsthumsaxe des Blattes liegende, senkrecht auf dessen Oberfläche stehende Wand) in zwei gleiche Zellen, welche, sich abrundend, fortwachsen. Die Art, wie die Spaltung der Scheidewand erfolgt, wurde schon bei Fig. 61—64 beschrieben und kann hier mit Hülfe der Flächenansichten in Fig. 74 leicht verstanden werden. — Bei Equisetum limosum zeigt sich unmittelbar nach Anlage der Mutterzellen der Spaltöffnungen ein ähnliches Bild wie in Fig. 73; die Mutterzelle erfährt aber in diesem Falle drei Theilungen, erst eine schief nach rechts, dann eine schief nach links, endlich wird die **mittlere** der so entstandenen Zellen durch eine senkrecht auf der Fläche des Internodiums stehende Wand halbirt. So entstehen 4 Zellen **in einer Ebene**, von denen die beiden äusseren stärker wachsen, während die inneren abwärts gedrängt werden und unter jene zu liegen kommen; die Spaltöffnung erscheint daher im fertigen Zustand so, als ob sie nach dem Typus von Hyacinthus gebildet worden wäre, wobei jede Schliesszelle noch einmal in eine obere und eine untere sich getheilt hätte, was nach Strasburger aber nicht der Fall ist; die zwei Paar Schliesszellen sind vielmehr ursprünglich in einer Ebene gelegen, und streng genommen ist nur die mittlere Zelle, welche durch eine senkrechte Wand getheilt wird, deren Spaltung den Porus liefert, als Mutterzelle der Spaltöffnung zu betrachten, während die beiden schiefen Theilungen, durch welche die beiden seitlichen, später oben liegenden Zellen gebildet werden, als blosse Vorbereitung zur Bildung der Mutterzelle zu betrachten sind.

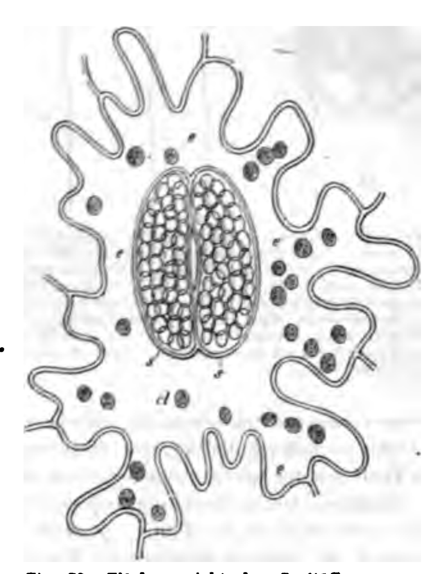


Fig. 76. Flächenansicht der Spaltöffnung von Aneima fraxinifolia mit der sie umgebenden Epidermiszelle; *e* Epidermis; *s s* Schliesszellen.

Derartige vorbereitende Theilungen finden bei vielen Phanerogamen statt; eine der jungen Epidermiszellen wird zur Urmutterzelle des Spaltöffnungsapparates und theilt sich successive nach verschiedenen Richtungen durch Wände, welche senkrecht auf der Oberfläche stehen; schliesslich ist eine von mehreren so entstandenen Zellen umgebene Mutterzelle da, welche nun die beiden Schliesszellen bildet (so bei Crassulaceen, Begoniaceen, Cruciferen, Violarieen, Asperifolien, Solaneen, Papilionaceen). Bei anderen Pflanzen dagegen finden nach der Anlage der Spaltöffnungsmutterzelle, welche durch Theilung einer

jungen Epidermiszelle erfolgt, auch Theilungen in den benachbarten Epidermiszellen statt, so dass die Spaltöffnung von einem Paar, oder von zwei decussirten Paaren oder sonstwie von Epidermiszellen umgeben ist, die ihrer Entstehung und Ausbildung nach zur Spaltöffnung in Beziehung stehen (so bei Aloë soccotrina, Gramineen, Juncaceen, Cyperaceen, Alismaceen, Marantaceen, Proteaceen, Pothos crassinervia, Ficus elastica, Coniferen, Tradescantia zebrina). — Von besonderem Interesse bezüglich der Art der Zelltheilung ist die Entstehung der Spaltöffnungsmutterzelle bei den Plantagineen, Oenothereen, Sileneen, Centradenia und vielen Farnkräutern. Hier werden die Mutterzellen[1]) in der Art erzeugt, dass aus der jungen, aber schon ziemlich umfangreichen Epidermiszelle an einer Seite ein kleines Stück durch eine U-förmig gebogene Wand herausgeschnitten wird, deren Convexität der Mitte der Epidermiszelle zugewendet ist, während ihre Ränder sich an eine Seitenwand derselben anlegen. Nicht selten, zumal bei den Farnen (Asplenium bulbiferum, Pteris cretica, Cibotium Schiedei u. a.) werden auf diese Art aus der Epidermiszelle Vorbereitungszellen herausgeschnitten, bevor es zur Bildung der Spaltöffnungszelle kommt, aus welcher übrigens die Schliesszellen durch einfache Längstheilung hervorgehen.

Schon vermöge der U-förmigen Theilungswand, welche die Spaltöffnungsmutterzelle aus der Epidermiszelle herausschneidet, findet sich jene von dieser zur Hälfte oder mehr umschlossen, wenn man die Epidermis von der Fläche ansieht; bei manchen Farnen (und Sileneen) ist die Wand der Spaltöffnungsmutterzelle gleich anfangs so stark gekrümmt, dass sie nur mit einem schmalen Streifen die eine Seite der Oberhautzelle berührt; bei Aneimia villosa berührt sie diese nur noch an einem Puncte, die gebogene Scheidewand schliesst (von oben gesehen) ringförmig zusammen; bei Aneimia densa und fraxinifolia wird die Seitenwand der Oberhautzelle an keinem Puncte mehr von der Wand der Spaltöffnungsmutterzelle berührt[2]); diese hat bei ihrer Anlage die Form eines Hohlcylinders oder genauer eines abgestutzten Kegelmantels, dessen Grundflächen Theile der oberen und unteren Wand der Oberhautzelle sind; es wird also aus der letzteren eine Zelle herausgeschnitten wie ein Stück aus einem Kork durch den Korkbohrer; dieses herausgeschnittene Stück ist die Mutterzelle der Spaltöffnung, und so kommt die merkwürdige, in Fig. 76 versinnlichte Lagerung zu Stande, wo, wie man sieht, die beiden Schliesszellen von einer einzigen ringförmigen Oberhautzelle umschlossen sind. Aehnlich, aber complicirter, sind die Vorgänge nach Rauter bei Niphobolus Lingua.



Fig. 77. Querschnitt durch das Blatt von Pinus Pinaster (800). *s* Schliesszellen der Spaltöffnung; *p* Porus derselben; *v* Vorhof, *l* Athemhöhle; *c* cuticularisirte Schichten der Epidermis; *a* Mittellamelle, *i* innere Verdickungsschichten der Zellen unter der Epidermis; *g* chlorophyllhaltiges Parenchym des Blattes.

Durch das fernere Wachsthum der Schliesszellen und der sie umgebenden Epidermiszellen können nun verschiedene Lagenverhältnisse der ersteren zur Oberfläche hervorgebracht werden; die Schliesszellen können im fertigen Zustand in einer Ebene mit denen der Epidermis liegen oder tief hinabgedrückt sein, scheinbar einer tieferen Zellschicht angehören (Fig. 77); zuweilen sind sie selbst über die Epidermisoberfläche hinausgehoben.

Noch mögen hier die Spaltöffnungen der Marchantieen kurz erwähnt werden; ich knüpfe hierbei an das bei Fig. 65 Gesagte an. Nach Anlegung der mit chlorophyllhaltigen

1) Strasburger nennt sie »Specialmutterzelle«; ich halte es für besser, diesen Ausdruck ganz zu verlassen, um so mehr, als seine frühere Einführung bei der Pollenbildung auf einer aufgegebenen Anschauung von der Zellhautbildung beruht (vergl. unsere Darstellung p. 33 u. 34).

2) Strasburger: Jahrb. f. wiss. Bot. VII. p. 393.

Auswachsen sich füllenden Athemhöhle wird eine über der Mitte derselben liegende Zelle der Epidermis durch mehrmalige Zweitheilung in vier, sechs (Marchantia, Fegatella) oder in mehrere (Rebouillia) Zellen getheilt, die strahlig um einen Punct geordnet sind, wo ihre Wände zusammenstossen: hier weichen die Zellen aus einander, es entsteht der Porus (po), umgeben von vier, sechs oder mehr Schliesszellen (sl Fig. 78 B und C); durch der Epidermiszelle parallele Wände wird endlich jede dieser Zellen in 4—8 über einander liegende Zellen getheilt: die Spaltöffnung wird zu einem von vier, acht und mehr Zellreihen umfassten Canal.

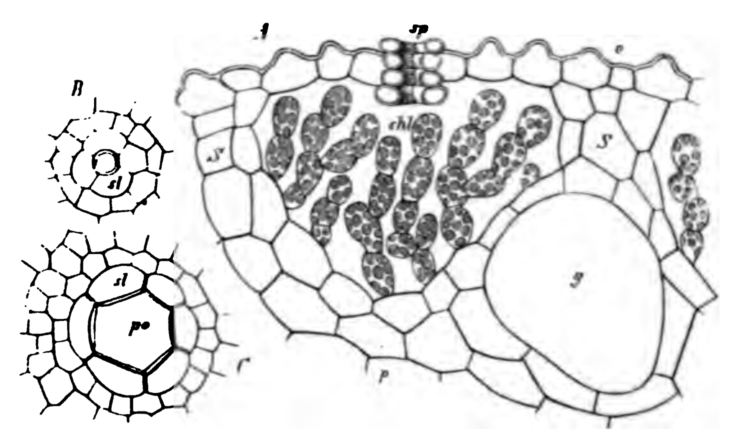


Fig. 78. Marchantia polymorpha. Theile eines jungen Fruchtträgers: A senkrechter Schnitt, o Epidermis, S Scheidewand zwischen den Athemhöhlen mit ihren Chlorophyllzellen chl; g grosse Parenchymzelle; sp Spaltöffnung. — B und C junge Spaltöffnungen von oben gesehen (550).

c) Kork und durch ihn bewirkte Hautbildungen (Periderm, Lenticellen, Borke)[1]. Wenn saftige, nicht mehr im Knospenzustand befindliche Organe höherer Pflanzen verletzt werden, so wird gewöhnlich die Wunde durch Korkgewebe verschlossen, d. h. es entstehen in den noch gesunden Zellen, nahe der Wundfläche, durch wiederholte Theilungen neue Zellen, welche eine feste Haut bildend das innere lebendige Gewebe von den äussersten verletzten Zellschichten trennen. Die Wände dieses Gewebes sind gegen die verschiedensten Einwirkungen sehr resistent, den Cuticularschichten der Epidermis in ihrer physikalischen Beschaffenheit ähnlich, dehnsam, elastisch, für Luft und Wasser schwer durchdringbar, sie verlieren meist bald ihren Inhalt und füllen sich mit Luft; sie sind in rechtwinkelig zur Oberfläche liegende Reihen geordnet, von parallelepipedischer Form und schliessen ohne Intercellularräume zusammen. Das sind die allgemeinen Merkmale des Korkgewebes. Dieses wird nun nicht bloss an Wundflächen gebildet, sondern in weit grösserer Masse entsteht es, wo saftige Organe eines energischen Schutzes bedürfen (Kartoffelknollen), oder wo bei langanhaltendem Dickenwachsthum die Epidermis der Vergrösserung des Umfangs nicht zu folgen vermag. In diesen Fällen, die bei Monocotylen seltener (z. B. Stamm der Dracaenen), bei mehrjährigen Stamm- und Wurzeltheilen der Coniferen und Dicotylen sehr allgemein zu finden sind, entsteht das Korkgewebe schon vor der Zerstörung der Epidermis, und wenn diese aufreisst, verwittert und abfällt, ist die neue durch den Kork gebildete Hülle schon vorhanden. — Das Korkgewebe entsteht dadurch,

1) H. v. Mohl: vermischte Schriften bot. Inh. Tübingen 1845, p. 221 u. 233. — J. Hanstein: Unters. über den Bau u. die Entwickelung der Baumrinde. Berlin 1853. — Sanio: Jahrb. f. wiss. Bot. B. II. p. 39. — Merklin: Melanges biol. du Bulletin de l'Acad. Imper. des sc. de St. Petersburg. T. IV. 1864. 26. Febr.

dass in den Epidermiszellen selbst (diess nur selten) oder in dem darunter liegenden Gewebe wiederholte Zweitheilungen der Zellen stattfinden durch Scheidewände, welche der Oberfläche des Organs parallel liegen, und hin und wieder, wo es die Zunahme des Umfanges erfordert, treten auch Theilungen senkrecht auf diese Richtung ein, wodurch die Zahl der Zellreihen vermehrt wird. Von den neuentstandenen Zellen jeder radialen (d. h. auf der Oberfläche des Organs senkrechten) Reihe bleibt eine dünnwandig, protoplasmareich, im theilungsfähigen Zustand; die andere verkorkt und wird zur Dauerzelle. So entsteht eine der Oberfläche des Organs im Allgemeinen parallele Schicht theilungsfähiger Zellen, die immerfort neue Korkzellen bilden, das Korkcambium oder Phellogenschicht. Im Allgemeinen ist dieses die am meisten nach innen liegende Schicht des ganzen Korkgewebes, so dass die Verkorkung nach aussen fortschreitet, dass auf der Innenfläche der schon gebildeten Korklagen immer neue aus dem Phellogen entstehen; doch kommt es bei beginnender Korkbildung nach Sanio auch vor, dass die Bildung von Dauerzellen centripetal fortschreitet, oder es tritt ein Wechsel in »centripetaler« und »centrifugaler« Zellbildung im jungen Korkgewebe ein. Eher oder später stellt sich aber die centrifugale Korkbildung mit auf der Innenseite liegendem Phellogen immer her, wie schon aus dem Umstande folgt, dass die auf der Aussenseite vollkommen verkorkter Zellschichten liegenden Gewebe eher oder später absterben. Gewöhnlich beginnt die Korkbildung zuerst an einzelnen Stellen des Umfangs der verholzten Zweige, nach und nach bildet das Phellogen aber eine zusammenhängende Schicht, von welcher aus beständig neue Korkschichten nach aussen hin vorgeschoben werden. Entsteht auf diese Weise eine continuirliche, von innen her stetig nachwachsende Korklage, so wird diese als Periderm bezeichnet. Die Ausbildung und Configuration der Korkzellen kann bei der Peridermbildung periodisch wechseln; es werden abwechselnd Lagen von dickwandigen engen, und dünnwandigen weiten Korkzellen erzeugt; das Periderm erscheint dann geschichtet, ähnlich wie das mit Jahrringen versehene Holz (Periderm von Quercus suber, Betula alba u. m. a.). In manchen Fällen gehen aus dem Phellogen des Periderms nicht bloss Korkzellen hervor, durch welche das Periderm an Dicke gewinnt, sondern auch chlorophyllhaltige Parenchymzellen werden gebildet, doch immer so, dass nur Tochterzellen des Phellogens, welche auf der Innenseite (dem Holzkörper zugewendet) liegen, diese Metamorphose in chlorophyllhaltige parenchymatische Dauerzellen erfahren; auf diese Weise wird das grüne Rindengewebe mancher dicotyler Pflanzen verdickt durch die aus dem Phellogen hervorgehenden Gewebeschichten, welche Sanio als Korkrindenschicht (Phelloderma) bezeichnet; sie findet sich z. B. an zwei- und mehrjährigen Zweigen von Salix purpurea und S. alba, bei Fagus sylvatica u. a. In solchen Fällen liegt also das Phellogen zwischen dem Periderm und dem Phelloderm, indem von seinen Tochterzellen bald die äusseren zu Kork-, bald die inneren zu Korkrindenzellen sich ausbilden (Fig. 79). — Die zuerst verkorkten Peridermschichten haben zuweilen eine

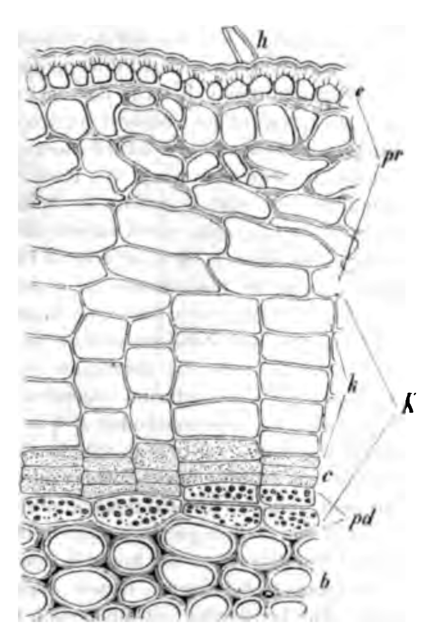


Fig. 79. Korkbildung in einem diessjährigen Zweig von Ribes nigrum. Theil eines Querschnitts. *e* Epidermis, *h* Haar, *b* Bastzellen; *pr* Rindenparenchym durch das Dickenwachsthum des Zweiges verzerrt; *K* die gesammten Erzeugnisse des Phellogens *c*; *k* die radial in Reihen geordneten Korkzellen aus *c* in centrifugaler Richtung entstanden; *pd* Phelloderma (chlorophyllhaltiges Parenchym aus *c* in centripetaler Richtung entstehend) (550).

ganz auffallende Aehnlichkeit mit echter Epidermis, so z. B. bei Pinus sylvestris an diessjährigen Zweigen (August), wo, bei noch erhaltener Epidermis, im Rindenparenchym das Korkcambium entsteht und zuerst scheinbar eine zweite Epidermis mit auf der Aussenseite stark verdickten Zellen gebildet wird.

So wie anfangs die Epidermis durch das Periderm, so wird später bei lange dauerndem und starkem Dickenwachsthum das Periderm durch die Borkebildung ersetzt; an grösseren Holzpflanzen, z. B. Eichen, Pappeln u. s. w. findet man die Oberfläche der einjährigen Zweige mit Epidermis, die der mehrjährigen mit Periderm, die der älteren Aeste und des Stammes mit Borke überzogen [1]. Die Borkebildung beruht auf der wiederholten Erzeugung neuer Phellogenlamellen in den von innen her nachwachsenden saftigen Rindengeweben der Coniferen und Dicotylen. Zellenflächen, welche durch die verschiedensten Gewebe der Rinde sich erstrecken können, verwandeln sich in Korkcambium, welches nach Erzeugung mehr oder minder dicker Korklamellen erlischt, d. h. aufhört thätig zu sein. Diese Korklamellen schneiden so zu sagen aus der Rinde schuppenförmige oder ringförmige Flächenstücke heraus; Alles, was auf der Aussenseite derselben liegt, vertrocknet, und indem dieser Vorgang nach und nach am Umfang des Stammes sich öfter wiederholt, wobei die neuen Korklamellen immer tiefer in das nachwachsende Rindengewebe eingreifen, wird eine immer dicker werdende Schicht vertrockneter Gewebemassen von dem lebenden Theil der Rinde abgetrennt; diess ist die Borke. Sehr klar ist der Vorgang bei der sich in grossen Schuppen ablösenden Borke von Platanus orientalis; fast ebenso deutlich an alten Stämmen von Pinus sylvestris. Indem die Borke dem Dickenwachsthum des Stammes nicht folgt, reisst sie in Längsrissen von aussen nach innen ein (Quercus robur), wenn die Cohäsionsverhältnisse danach sind; in andern Fällen blättert sie sich in Form horizontaler Ringe von dem Stamme ab (Ringelborke), z. B. bei Prunus Cerasus.

Die Lenticellen sind eine Eigenthümlichkeit der korkbildenden Dicotylen; sie erscheinen vor der Peridermbildung an einjährigen Zweigen, so lange die Rinde noch mit unversehrter Epidermis überzogen ist; sie werden hier als rundliche Fleckchen sichtbar. Am Ende des ersten oder im folgenden Sommer reisst die Epidermis über der Lenticelle der Länge nach auf, sie verwandelt sich in eine mehr oder weniger vorstehende Warze, welche häufig durch eine mittlere Furche in zwei lippenförmige Wülste getheilt ist; ihre Oberfläche ist meistens braun, ihre Substanz bis auf eine gewisse Tiefe trocken, brüchig, korkartig. Mit dem weiteren Dickenwachsthum des Zweiges werden die Lenticellen in die Breite ausgedehnt und stellen querliegende Streifen dar; wenn sich später Kork oder Borke bildet, nimmt das Aufreissen der Rinde in den Lenticellen seinen Anfang, sie werden unkenntlich (Silberpappel, Apfelbaum, Birke), durch Abschuppung der Borke werden sie natürlich entfernt. Die Lenticellen entstehen nach Unger nur an solchen Stellen der Rinde, wo sich in der Epidermis Spaltöffnungen finden; nach Mohl tritt das innere Rindenparenchym warzenartig durch das äussere hervor und bildet hier ein Korkgewebe, welches bei der Peridermbildung mit dem Kork des Periderms zusammenfliesst, so z. B. auch bei jungen Kartoffelknollen. Die Korkbildung auf der Lenticelle dauert eine Reihe von Jahren fort, bis die von innen her nachwachsende Rinde aussen abstirbt, indem sich Periderm oder Borkenbildungen zwischen die Lenticelle und den lebenden Rindentheil einschieben. Bei manchen Bäumen (Crataegus, Pyrus, Salix, Populus), wo die Peridermbildung von einzelnen Puncten aus beginnt, um sich dann weiter zu auszubreiten, sind nach Mohl die Lenticellen die Ausgangspuncte.

---

1) Nicht immer ist ein beträchtliches Dickenwachsthum mit Peridermbildung verbunden, so z. B. bei Helianthus annuus und anderen einjährigen Stämmen; bei Viscum z. B. bleibt die Epidermis immer fortbildungsfähig, und ihre dicken Cuticularschichten machen den Schutz des Periderms überflüssig; auch die Borkenbildung ist keine nothwendige Folge starken Dickenwachsthums, die Rothbuche und die Korkeiche z. B. bilden nur Periderm.

§ 16. **Die Fibrovasalstränge**[1]). Das Gewebe der höheren Kryptogamen und Phanerogamen ist von fadenförmigen, strangartigen Gewebekörpern durchzogen, die in manchen Fällen sich durch Dickenwachsthum derart fortbilden, dass sie mächtige Massen darstellend äusserlich die Form von Strängen verlieren, wobei sie innerlich aber die entsprechende Structur behalten. Das sind die Fibrovasalstränge, Gefässbündel, Faserstränge, Stränge. Nicht selten können sie leicht aus dem übrigen Gewebe der Pflanze vollkommen isolirt werden: zerreisst man z. B. den Blattstiel von Plantago major, so hängen sie als ziemlich dicke, dehnsame, elastische Fäden aus dem Parenchym heraus; bei Pteris aquilina gelingt es, sie nach Entfernung der harten Haut des unterirdischen Stammes durch Abschaben des schleimigen Parenchyms als bandartige oder fadenförmige, sehr feste, hellgelbliche Bänder frei zu legen (Fig. 80). Aus älteren Laubblättern von Bäumen, aus trockenen Fruchthüllen (Datura), Cactusstämmen u. s. w. lassen sich die Fibrovasalstränge durch Fäulniss des Parenchyms, das sie umgiebt, als ein die Form des Ganzen mehr oder minder nachahmendes Gerüst darstellen; ausnehmend schöne und lehrreiche Skelete dieser Art liefern die Stämme der Baumfarne, Dracaenen, Jucca, Mais u. m. a., wenn ihr Parenchym durch langsame trockene Verwesung vollkommen zerstört wird und nur die Hautgewebe und die festen Stränge im Innern erhalten bleiben. Der Anfänger wird jedenfalls wohl thun, sich derartige Präparate selbst herzustellen oder sie in Sammlungen aufzusuchen; sie sind wenigstens anfänglich dem richtigen Verständniss ungemein förderlich. So ist es aber nur bei verholzten Fibrovasalsträngen, wenn sie isolirt zwischen weichem Parenchym verlaufen; bei manchen Pflanzen dagegen ist das Gewebe der Stränge noch zarter und weicher als das ihrer Umgebung (Ceratophyllum, Myriophyllum, Hydrilleen und anderen Wasserpflanzen); sie können dann natürlich nicht isolirt werden; bei den älteren verholzten Stämmen und Wurzeln der Coniferen und Dicotylen aber sind die Fibrovasalstränge so dicht gedrängt und durch weitere Fortbildung ihrer Gewebe so entwickelt, dass schliesslich von dem ursprünglichen, sie trennenden Grundgewebe nur wenig oder Nichts übrig bleibt und solche Stämme fast ganz aus Fibrovasalmassen bestehen.



Fig. 80. Pteris aquilina: *A* Querschnitt des unterirdischen Stammes in natürlicher Grösse. *r* braune harte Hautgewebe; *p* weiches, schleimiges, stärkereiches Parenchym; *pr* dunkelwandiges Sclerenchym, zwei breite den Stamm durchziehende Bänder bildend; *ag* Fibrovasalstränge, welche ausserhalb dieser Sclerenchymbänder, *ig* solche, die innerhalb derselben verlaufen. — *B* der in *A* mit *ag* bezeichnete Fibrovasalstrang durch Abschaben des Parenchyms isolirt; er zeigt Theilungen und Anastomosen; die punctirten Linien *u* zeigen den Umfang des Stammes *st*, seiner Gabeläste *st'* und *st''* und eines Blattstiels *b*.

1) H. v. Mohl: vermischte Schriften 1845, p. 108, 129, 195, 268, 272,,285. — Derselbe: botan. Zeitg. 1855, p. 873. — Schacht: Lehrb. der Anat. u. Phys. der Gewächse 1856, p. 216 und 307—354. — Nägeli: Beiträge zur wiss. Botanik. Leipzig 1858. Heft I. — Sanio: botan. Zeitg. 1863, No. 12 ff. — Nägeli: das Dickenwachsthum des Stammes und die Anordnung der Gefässstränge bei den Sapindaceen. München 1864. — Rauwenhoff: Archives néerlandaises T. V. 1870 (caract. et formation du liège d. les dicotyl.).

Jeder einzelne Fibrovasalstrang besteht, wenn er hinreichend entwickelt ist, aus mehreren verschiedenen Gewebeformen und muss daher selbst als Gewebesystem betrachtet werden; verschiedene, oft sehr zahlreiche Stränge aber vereinigen sich bei den meisten Pflanzen zu einem System höherer Ordnung; doch betrachten wir hier einstweilen nur den einzelnen Strang.

Anfangs besteht der Fibrovasalstrang aus gleichartigen, ohne Intercellularräume verbundenen Zellen [1]; diese noch nicht differenzirte Gewebeform des jungen Stranges kann als Procambium [2]) bezeichnet werden. Bei zunehmendem Alter desselben verwandeln sich zunächst einzelne seiner Zellenzüge in Dauerzellen von bestimmter Form (Gefässe, Bast), und von diesen Anfangspuncten aus schreitet die Umbildung der Procambiumzellen in Dauerzellen am Querschnitt des Stranges fort, bis sämmtliche Zellen in Dauerzellen umgewandelt sind, oder es bleibt eine innere Schicht des Stranges im fortbildungsfähigen Zustand, sie heisst dann Cambium. Man hat also im vorgerückteren Alter entweder cambiumlose oder cambiumhaltige Stränge; jene können als geschlossene, diese als offene bezeichnet werden [3]. Sobald ein Procambiumstrang in einen geschlossenen Fibrovasalstrang sich verwandelt hat, hört jedes weitere Wachsthum in ihm auf: so bei den Kryptogamen, Monocotylen und manchen Dicotylen; der offene, cambiumhaltige Fibrovasalstrang dagegen fährt fort, immer neue Schichten von Dauergewebe auf beiden Seiten seines Cambiums zu erzeugen, dadurch wird der betreffende Stamm- oder Wurzeltheil immer dicker; so ist es bei den verholzenden Dicotylen und Coniferen; die Blattgebilde dieser Pflanzen aber besitzen geschlossene Stränge, oder wenn sie offen sind, so hört doch die Thätigkeit ihres Cambiums bald auf.

Die verschiedenen Gewebeformen eines differenzirten Fibrovasalstranges lassen sich in zwei Gruppen eintheilen, die man mit Nägeli als Phloëm- und Xylemtheil des Stranges benennt; sie sind durch das Cambium getrennt, wenn dieses vorhanden ist; bei vielen Strängen entsteht das Phloëm auf der einen, das Xylem auf der anderen Seite des Procambiums, und die Fortbildung beider schreitet nach der Mitte des Stranges vor, wo endlich zuletzt Phloëm und Xylem zusammentreffen. Das Phloëm besteht aus saftigen, meist dünnwandigen Zellen, nur die oft fehlenden, oft auch sehr massenhaft entwickelten Bastzellen sind gewöhnlich stark verdickt (meist nicht verholzt, geschmeidig). Jene dünnwandigen saftigen Zellen sind entweder parenchymatisch, oder sie sind Cambiform, oder Gitterzellen oder endlich Siebröhren. — Der Xylemtheil des Fibrovasalstranges hat meist die Neigung, seine Zellformen stark zu verdicken, ihre Wände

1) Die jungen Zellen der Fibrovasalmassen sind nicht immer verlängert und prosenchymatisch; in den Wurzeln z. B. von Zea Mais sind die jungen sich nicht mehr theilenden Gefässzellen und ihre Nachbarn quer tafelförmig oder cubisch.

2) Nägeli nennt das Gewebe des jungen Fibrovasalstranges einfach Cambium, ebenso bezeichnet er das fortbildungsfähige Gewebe der sich verdickenden Stränge, was davon doch unterschieden werden muss. Sanio bezeichnet nur das letztere als Cambium, was ich adoptire (Sanio in Bot. Zeitg. 1863. p. 362).

3) Diese Unterscheidung wurde zuerst von Schleiden gemacht, aber mit Unrecht schrieb er den Dicotylen allgemein nur offene Stränge zu; seine Unterscheidung von simultanen und succedanen ist nicht durchführbar, alle Stränge differenziren sich im Querschnitt succedan. Schleiden's simultane Stränge der höheren Kryptogamen gehören zu den geschlossenen.

verholzen und werden hart, bei den Gefässen und gehöft getüpfelten Holzzellen schwindet der Inhalt und sie führen fortan Luft; auch verholzendes Parenchym findet sich häufig; doch kann in manchen Fällen die Verholzung unterbleiben, der ganze Strang ist dann weich und saftig, zuweilen nur von einzelnen dünneren Bündeln verholzter Gefässe und Holzzellen durchzogen (Wurzeln von Raphanus sativus, Knolle der Kartoffel u. m. a.). Die Elemente der Fibrovasalstränge sind, soweit sie ausschliesslich aus Procambium entstanden sind, prosenchymatisch oder doch langgestreckt in der Richtung der Wachsthumsaxe des Stranges;

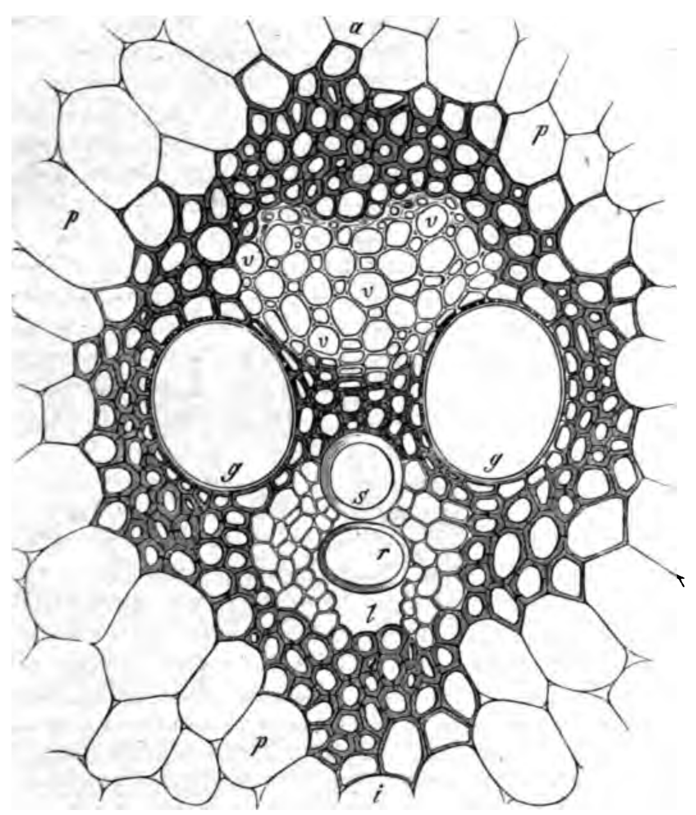


Fig. [illegible]1. Querschnitt eines geschlossenen Fibrovasalstranges im Stamm von Zea Mais (550); *p p* das ihn umgebende dünnwandige Parenchym; *a* Aussenseite, i Innenseite (der Stammaxe zugekehrt; *g g* zwei grosse getüpfelte Gefässe; *s* schraubenförmig verdicktes Gefäss; *r* isolirter Ring eines Ringgefässes, *l* durch Zerreissung beim Wachsthum entstandene lufthaltige Lücke; *v v* das zuletzt in Dauergewebe übergegangene Cambiform oder Gitterzellgewebe; zwischen ihm und dem Gefäss *s* liegen netzartig verdickte und gehöft getüpfelte Gefässe; den Umfang des ganzen Bündels bildet eine feste Scheide dickwandiger verholzter Prosenchymzellen.

in offenen Strängen treten bei dem Dickenwachsthum derselben im Cambium auch horizontal gestreckte, radial gelegte Zellreihen und Zellschichten auf, wodurch die später gebildeten Xylem- und Phloëmschichten des Stranges radial gefächert werden; diese horizontalen Elemente nehmen meist den Charakter parenchymatischer Zellen an und werden im Allgemeinen als Strahlen bezeichnet; innerhalb des Xylems heissen sie Xylemstrahlen, innerhalb des Phloëms — Phloëmstrahlen.

[illegible] Lagerung der Phloëm- und Xylemschichten auf dem Querschnitt eines [illegible] ist je nach den Pflanzenklassen und Organen verschieden. in dem [illegible] [illegible] im Stamm der Dicotylen und Coniferen liegt jenes nach der Peripherie [illegible], dieses das Xylem der Axe des Organs zugekehrt. zwischen beiden [illegible] die Cambiumschicht Fig. 82; doch kommt es auch vor. dass auf der

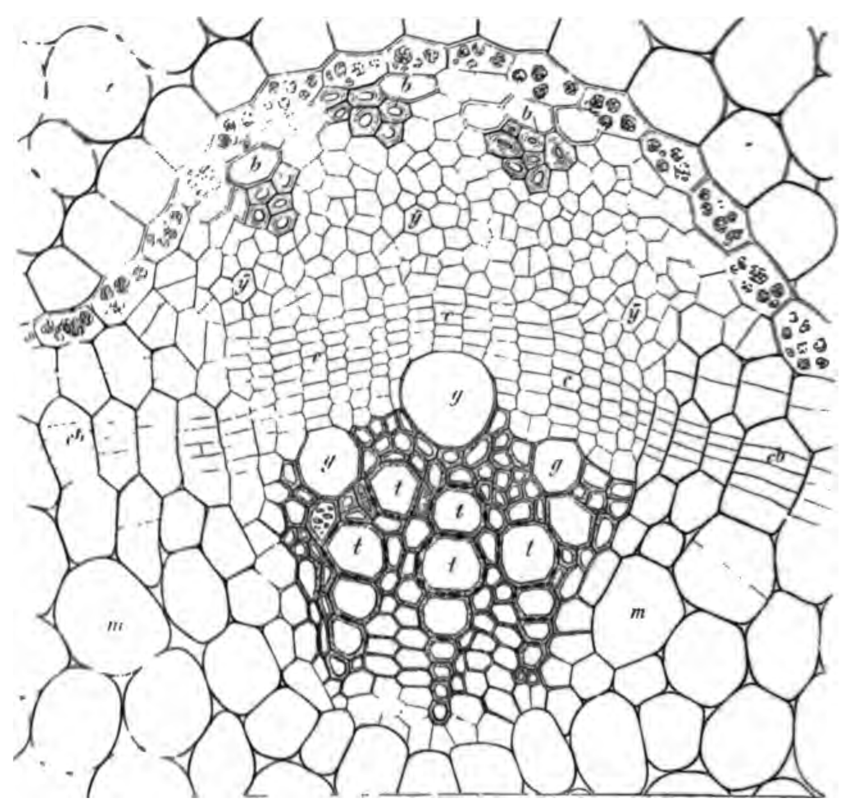


Fig. 82 Querschnitt eines Fibrovasalstranges im fertig gestreckten hypocotylen Stengelglied von Ricinus communis; [illegible] Rindenparenchym, m Markparenchym; b Bast; g Phloëmtheil mit dunnwandigen Zellen; c Cambium, g g [illegible] getupfelte Gefässe, t t kleinere getupfelte Gefässe, dazwischen Holzzellen. — cb Fortsetzung des Cambiums in das zwischen den Strangen liegende Parenchym; die Parenchymzellen theilen sich wiederholt durch tangentiale Wände. (Zwischen Rinde r und Phloëm des Stranges liegt eine mit zusammengesetzten Stärkekörnern erfüllte Schicht die Gefässbündelscheide oder die stärkeführende Schicht.)

axilen Seite des Xylems nochmals eine Phloëmschicht auftritt, so dass der Strang zwei solche eine peripherische und eine axile besitzt (Cucurbitaceen, Nicotiana).

Bei den geschlossenen Strängen treten gegenüber der typischen Lagerung der Gewebe in den Dicotylenstrangen namhafte Abweichungen auf: bei den Mono-

1 Bei den Dicotylen kommen ausnahmsweise auch innerhalb des eigentlichen Holzkreises im Mark zuweilen Stränge vor, wo der Phloemtheil vom Holz wie von einer Scheide umgeben ist Ricinus in der Spindel der Inflorescenz . bei Heterocentron roseum haben die markständigen Bündel nach Sanio ihre Gefässe in der Mitte, diese sind rings umgeben von Cambiform bei Campanula latifolia verhalten sich die Stränge des inneren Kreises nach ihm [illegible] bei Ricinus Vergl Bot Zeitg 1865 p 179

cotylen sind diese mehr scheinbar, zumal wenn man von der Scheide verholzten Prosenchyms, wie es hier oft vorkommt (Fig. 81), absieht. Bei den Farnen, Lycopodiaceen (mit vereinzelten Strängen)[1] und Rhizocarpeen liegt das Xylem in der Mitte des Querschnittes, das Phloëm aber bildet eine weiche saftige Scheide um jenes (Fig. 67 und Fig. 84).

Jede einzelne Zellform kann in einem Fibrovasalstrange fehlen, es giebt Stränge ohne Holzzellen, solche ohne Gefässe (sehr selten), solche ohne echten Bast etc., nur der Weichbast (die saftigen dünnwandigen Zellen des Phloëms) fehlen wohl niemals. Alle diese Verschiedenheiten können an demselben Fibro-

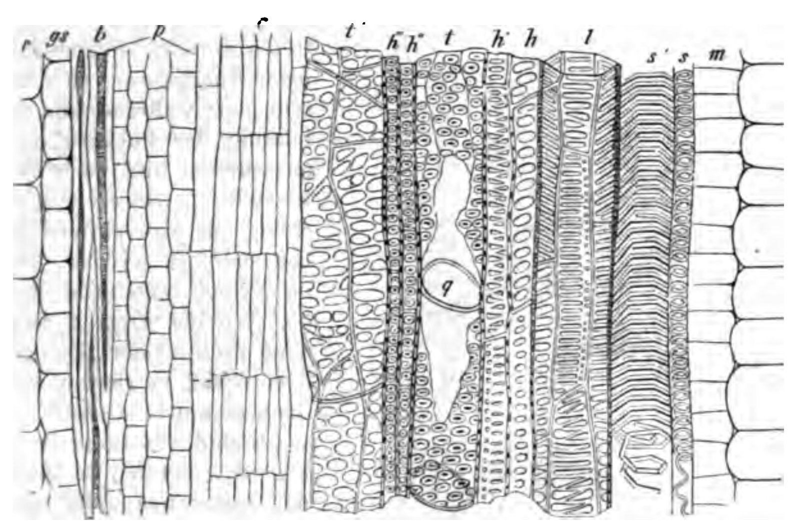


Fig. 83. Längsschnitt des Fibrovasalstranges von Ricinus, dessen Querschnitt in Fig. 82 zu sehen ist; *r* Rindenparenchym, *gs* Gefässbündelscheide; *m* Markparenchym. — *b* Bastform, *p* Phloëmparenchym; *c* Cambium; der Schlauch zwischen *c* und *p* bildet sich später zu einer Siebröhre aus. — Im Xylemtheil des Stranges bilden sich die Elemente von *s* anfangend nach und nach bis *t'* aus: *s* erstes enges sehr langes Schraubengefäss; *s'* weites Schraubengefäss, beide mit abrollbarem Schraubenband; *l* leiterförmig verdicktes Gefäss zum Theil netzartig verdickt; *h* und *h'* Holzzellen; *t* getüpfeltes Gefäss, bei *q* die resorbirte Querwand; *h''* *h'''* Holzzellen; *t'* getüpfeltes Gefäss noch jung, die Tüpfel zeigen erst den äusseren Hof, später tritt die Bildung des inneren Porus auf; man bemerkt an der Gefässwand bei *l*, *t*, *t'* die Grenzlinien der benachbarten, weggenommenen Zellen.

vasalstrang in verschiedenen Theilen seiner Länge vorkommen, wenn diese beträchtlich ist. Die Stränge der echten Wurzeln sind häufig (nicht immer) ohne allen echten Bast; die Endigungen der im Stamm der Phanerogamen verlaufenden Stränge finden sich in den Blättern, dort verlieren sie bei abnehmender Dicke endlich alle Elemente des Xylems bis auf 1—2 Schraubengefässe und endlich auch diese, die äussersten Enden dieser in dem Mesophyll der Blätter verlaufenden Stränge bestehen oft nur aus langen, engen, dünnwandigen, saftigen Zellen, aus Cambiform (Fig. 16 *F*).

Wird der Fibrovasalstrang in frühester Jugend innerhalb eines Organs angelegt, welches später stark in die Länge wächst, so sind die vor dem Längenwachsthum angelegten Elemente (die innersten Gefässe und die äussersten Bastzellen)

---

[1] Der Strang im Stamm von Lycopodium Chamaecyparissus u. a. ist offenbar eine Vereinigung mehrerer Fibrovasalstränge.

die längsten, denn sie machen das ganze Längenwachsthum des Organs
später, während der Verlängerung ausgebildeten Elemente sind kürzer,
zesten diejenigen, welche nach vollendetem Längenwachsthum des ganze
entstehen; diess tritt besonders bei den offenen Strängen der Dicotylen u
feren hervor.

Die Ausbildung der Elemente eines Stranges beginnt immer an e
Puncten des Querschnitts und greift von dort aus weiter um sich; dabei g
die nach einander auftretenden Dauerzellen eine verschiedene Ausbildu
den offenen Strängen im Stamme der Dicotylen und Gymnospermen be
Ausbildung meist mit der Verdickung einzelner Bastzellen auf der perip
Seite des Stranges, etwa
treten einzelne Schraube
(oder Ringgefässe) an de
seite auf; während nun
bildung des Phloëms ce
fortschreitet und nach u
Bastzellen, Gitterzellen,
chym, oft abwechselnd
holt gebildet werden, e
im Xylem centrifugal (
der Axe des Organs) fo
tend Ring- oder Spiral
oder beide, netzförmig v
dann getüpfelte Gefässe,
wechselnd mit Holzzelle
Fig. 83). Bei den Conifer
den später immerfort nu
getüpfelte Holzprosench
(neben Xylemstrahlen)
so lange der Stamm oder
zel wächst; bei den Dicot
gegen wird nach dem ers
jährlich ein Gemenge v
fässen und Holzprosench
vermischt mit Holzpar
gebildet. Bei den Bäu
Jahrringen im Holzkörpe
sich auch noch eine Perio
der Ausbildung der Xyl

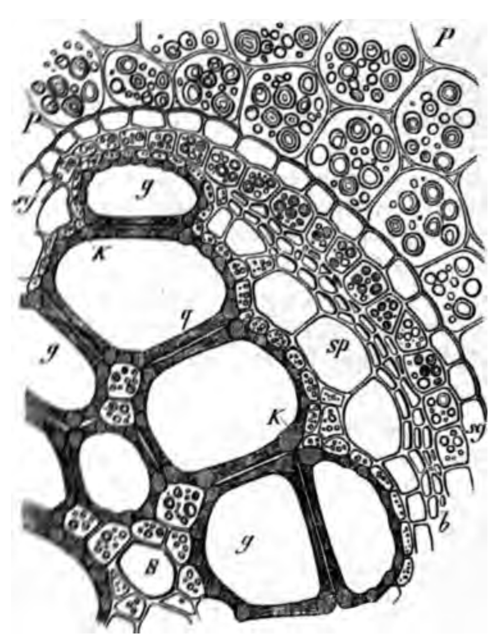


Fig. 84. Ein Viertel des Querschnitts eines der grossen Fibrovasalstränge im Stamme von Pteris aquilina mit einem Theil des umgebenden Parenchyms P; letzteres ist mit Stärke erfüllt (im Winter). s Schraubengefäss im Brennpunct des elliptischen Querschnitts des Stranges, umgeben von dünnwandigen stärkeführenden (Holz-) Zellen; g g die leiterförmig getüpfelten Gefässe, deren Structur bei Fig. 29 erläutert wurde; sp weite Gitterzellen, zwischen ihnen und dem Xylem liegt eine Schicht im Winter stärkeführender Zellen; b bastartige Zellen, mit dicker, weicher Wand; sg die Gefässbündelscheide; zwischen b und sg eine Schicht stärkeführender Zellen.

bemerklich, auf der die Schichtung des Xylems in Jahreslagen beruht
selten zeigt auch der Phloëmtheil eine solche Schichtung. In dem g
schlossenen Strang der Monocotylen ist die Reihenfolge der Ausbildung
wie bei den vorigen im ersten Jahr; bei Fig. 81 z. B. bildet sich im
theil zuerst das Ringgefäss *r*, dann das Schraubengefäss *s*, dann rec

1) Diese werden nur vor der Vollendung des Längenwachsthums des Organes in den Strang angehört.

links fortschreitend die getüpfelten Gefässe $g\ g$, und in der Mitte (radial fortschreitend) die engen getüpfelten Gefässe. Es kommt zuweilen (z. B. bei Calodracon nach Nägeli) vor, dass die Gefässbildung rechts und links fortschreitend vorn den Bogen schliesst und so das Procambium, welches später in Gitterzellen übergeht, von Gefässen umschlossen wird. — Im Blattstiel von Pteris aquilina beginnt in den Procambiumsträngen von elliptischem Querschnitt die Ausbildung des Xylems mit der Entstehung einiger enger Schraubengefässe in den Brennpuncten des Querschnitts; dann werden, der grossen Axe folgend zuerst centrifugal, dann centripetal Treppengefässe erzeugt, bis ein compacter, im Querschnitt langgezogener Xylemkörper gebildet ist, in dessen Umgebung das noch übrige Procambium sich in Gitterzellen, Siebröhren und Cambiform, zum Theil in Bastfasern (an der Peripherie) umwandelt (Fig. 84, 87, *A*).

Die Fibrovasalstränge der Wurzeln entstehen in einem fortbildungsfähigen Gewebe, welches aus dem Urmeristem der Wurzelspitze sich in Form eines soliden, seltener hohlen Cylinders differenzirt. In diesem beginnt die Ausbildung von Gefässen auf 2, 3, 4 oder mehr Puncten der Peripherie und schreitet radial nach innen fort: ist das Procambium ein solider Cylinder, so entsteht eine diametrale Reihe von Gefässen (im Querschnitt gesehen) oder ein 3, 4, 5 bis mehrstrahliger Stern, dessen jüngste und weiteste Gefässe zunächst der Axe liegen; zwischen den Ausgangspuncten dieser Gefässbildungen treten gewöhnlich Phloëmbündel und bei Wurzeln mit Dickenwachsthum später cambiales Gewebe auf, welches nun in centrifugaler Folge, ähnlich wie im Stamm, Gefässe und Holzzellen erzeugt [1]).

Zellformen. Im Text habe ich nur die Lagerungsverhältnisse der einzelnen Gewebeformen des Fibrovasalstranges in ihren wichtigsten Zügen angedeutet; hier mögen noch einige Bemerkungen über die Zellformen selbst nachfolgen, aber auch hier ist wegen zahlreicher Einzelheiten auf die specielle Morphologie der einzelnen Pflanzenklassen im II. Buch zu verweisen. Ihre vollkommenste, ihre mannigfaltigste Entwicklung gewinnen die Zellformen der Fibrovasalstränge bei den Dicotylen; die hier vorkommenden Formen können daher als Schema zur Beurtheilung der entsprechenden Vorkommnisse bei anderen Pflanzenclassen benutzt werden.

Der Xylemtheil des Fibrovasalstranges der Dicotylen ist aus zahlreichen Zellformen zusammengesetzt, die sich nach Sanio's sorgfältigen Untersuchungen auf drei Typen zurückführen lassen: er unterscheidet 1) tracheale, 2) bastfaserähnliche und 3) parenchymatische Formen. Zu den trachealen Formen gehören die Holzgefässe und die gefässartigen Holzzellen oder Tracheïden. Diese Formengruppe ist dadurch charakterisirt, dass ihre Wandungen, wo gleichartige Formen zusammentreffen, offene Löcher bilden, dass ihre Zellinhalte bald schwinden und Luft an ihre Stelle tritt; die Verdickungen zeigen eine Neigung zur Bildung von schraubigen Bändern, Netzen und gehöften Tüpfeln. Echte Gefässe (Fig. 27, 83) entstehen, wenn bei reihenweise, longitudinal über einander liegenden Zellen von gleichartiger Ausbildung, die Querwände theilweise oder ganz resorbirt werden und so lange aus vielen Zellen bestehende, luftführende Röhren zu Stande kommen, die sich meist durch ihre grössere Weite vor den benachbarten Holzzellen auszeichnen. Die Querwände können horizontal oder mehr oder minder schief gestellt sein; im Allgemeinen richtet sich darnach die Form ihrer Durchbrechung: horizontale Wände werden häufig ganz aufgelöst, oder sie erhalten grosse runde Löcher; je schiefer die Querwand wird, desto mehr nehmen die Perforationen die Form enger, breiter, paralleler Spalten an, und die stehen bleibenden Ver-

1) Vergl. Van Tieghem: rech. sur la Symmetrie de la structure. Paris 1871.

dickungsleisten der Querwand erscheinen mehr oder minder als Sprossen eine nicht selten bilden sich netzartige Verbindungen derselben. Die leiterförmige (findet sich nach Sanio nicht nur bei gehöft getüpfelten und netzförmig verdickten wie man früher annahm, sondern auch bei Schraubengefässen (z. B. bei Casuari Vitis), wo einzelne Windungen des Schra des unmittelbar in die Leitersprossen ü Die Ablösung des Schraubenbandes d gebildeten Schraubengefässe in sich sta gernden Stengeln und Blattstielen ber nur auf der Ablösung des Bandes von de rasch wachsenden Wand, welche dem G den Nachbarzellen gemeinsam ist; wü Wand aufgelöst und das Band solcherg rollbar, so müssten die benachbarten offen sein. — Wenn die Querwände der Gefässzellen sehr schief gestellt sind, s die letzteren ein prosenchymatisches A (Fig. 85), und in je höherem Grade dies ist, desto mehr erscheint das Gefäss Ganzheit unterbrochen; im Xylem der diess oft in so hohem Grade der Fall, nach Isolirung der einzelnen Zellen du ration überhaupt nicht die Glieder von sondern spindelförmiges Prosenchym a glaubt (Fig. 29); doch kommen auch hi Uebergänge zu den typischen, leiterförmi wänden vor[1]). Die Gefässe mit prose schen Gliedern bilden nun den unm Uebergang zu den gefässartigen Holzzel cheiden); ist die Form der Zellen derart Unterschied von Längs- und Querwand n hervortritt, was nur bei entschieden pr matischen Formen möglich ist, so sind rationen der über und der neben einand den Zellen der Form nach nicht mehr den, es treten nicht mehr einzelne Zel besonders ausgezeichneter Weise als liche Röhren hervor, aber ganze Zellen (Stränge u. s. w.) stehen durch offene Tüpfel unter einander in offener Verbin

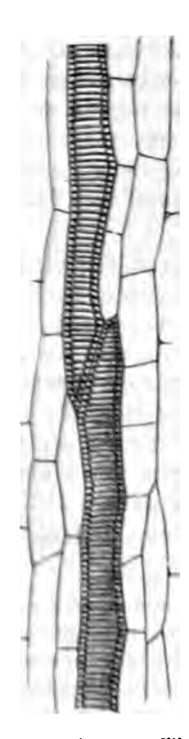


Fig. 8[illegible]. Aus dem sehr jungen Fibrovasalstrang eines jungen Blattstiels von Scrophularia aquatica. Theil eines Schraubengefässes umgeben von Procambium; zwei schraubenartig verdickte Zellen legen sich prosenchymatisch zusammen; bei der Streckung des Blattstiels werden die jetzt dicht auf einander liegenden Windungen des Schraubenbandes aus einander gezogen, dieses löst sich von der dünnen Wandung ab, welche dem Gefässe und den Nachbarzellen gemeinsam ist, und so wird ein abrollbares Schraubenband gebildet.

ist es in besonders ausgezeichneter Weise bei den Tracheïden im Holz der Conifere [illegible] Der Unterschied zwischen ihnen und den echten Gefässen (Holzröhren) lie That nur in diesen Momenten, denn bezüglich der Seitenwände verhalten sich

1) Vergl. Dippel im amtlichen Bericht der 39. Vers. der Naturforscher und Ae [illegible], Tafel III. Fig. 7–9. Dippel's Beobachtungen an Kryptogamen und die ga Darstellung der Gefässbildung, ihr Uebergang zu den Tracheïden und z [illegible], dass alle luftführenden trachealen Formen offene gehöfte Tüpfel haben, prosenchymatischen Glieder eines Gefässes nicht durch grosse Löcher, sonde [illegible] verbunden sind, in offener Verbindung stehen (also nicht ges sind, wie Caspary meint), lassen Caspary's Annahme des Mangels der Gefäss nnen und vielen Phanerogamen als unrichtig erscheinen (vergl. Caspary: d. k. Akademie der Wissensch. in Berlin, 1862, 10. Juli).

rohrengefasse genau wie Tracheïden, wenn sie offene gehöfte Tüpfel haben (Fig. 27); die einzelnen Glieder der aus prosenchymatischen Zellen zusammengesetzten Gefässe der Farne (Fig. 29) können geradezu als Tracheïden bezeichnet werden.

Sanio's bastfaserähnliche Zellformen des Xylems sind immer prosenchymatisch, spindel- bis faserförmig, im Verhältniss zu ihrem Durchmesser stark verdickt, meist einfach, zuweilen auch gehöft getüpfelt, die Tüpfel klein; immer ohne Schraubenband; während der Ruhezeiten der Vegetation führen sie Stärke; neben der Mittellamelle ihrer Scheidewände liegt öfter eine nicht verholzte gallertartige Verdickungsmasse, die sich mit Iodchlorzink roth-violett färbt und eine Aehnlichkeit mit manchen Bastfasern herstellt, diese Zellen sind gewöhnlich viel länger als die trachealen Formen. Sanio unterscheidet auch hier zwei Formen, die einfachen bastartigen Holzfasern oder Libriform, und die gefächerten Libriformfasern; die letzteren unterscheiden sich von jenen dadurch, dass ihr Lumen durch mehrere dünne Querwände gefächert, während die gemeinsame Wand der ganzen Faser dick ist. Diese bastähnlichen Zellformen finden sich im Holz der dicotylen Bäume und Sträucher neben den trachealen Elementen und den sogleich zu nennenden anderen Formen in mannigfaltigster Mischung; ob die Libriformfasern bei Kryptogamen vorkommen, dürfte mindestens zweifelhaft sein.

Die parenchymatischen Zellformen des Xylems sind ungemein verbreitet, zumal dann häufig, wenn der Holzkörper der Fibrovasalstränge eine bedeutende Dicke erreicht. Sie entstehen im Holz der Dicotylen und Gymnospermen nach Sanio durch Quertheilung der Cambiumzellen, bevor eine Verdickung derselben eintritt. Die Schwesterzellen zeigen diesen Ursprung meist noch durch die Art ihrer Lagerung; sie sind im ausgebildeten Zustand dünnwandig, mit einfachen geschlossenen Tüpfeln. Ihr Inhalt ist im Winter Stärke, oft enthalten sie auch Chlorophyll, Gerbstoff, oxalsauren Kalk in Krystallen. — Es kommt jedoch auch vor, dass die Cambiumzellen auf der Xylemseite des Stranges sich ohne Quertheilung in parenchymatische, dünnwandige, einfach gehöfte, inhaltführende, langgezogene Zellen umbilden, die nun ebenfalls zu den parenchymatischen Formen der Holzzellen zu rechnen sind und von Sanio als Ersatzzellen bezeichnet werden. Auf diesen letzten Typus sind wohl auch die parenchymatischen Elemente im Xylemtheil der geschlossenen Fibrovasalstränge der Monocotylen und Kryptogamen zurückzuführen; diese dünnwandigen, meist langgestreckten, inhaltführenden Zellen entstehen hier aber nicht aus Cambium (da dieses den geschlossenen Strängen nach unserem Sprachgebrauch fehlt), sondern unmittelbar aus dem Procambium des Stranges (Fig. 84 neben S). Zuweilen erreicht das aus dem Cambium der Dicotylen hervorgehende Holzparenchym (Parenchym des Xylemtheils) eine stärkere Entwickelung, während nur wenige Gefässe und Tracheïden gebildet werden; so ist es in der dicken Rübenwurzel des Rettigs, der Möhre, der Georgine, der Runkelrübe und der Kartoffelknolle. Das scheinbare Mark dieser Organe entspricht seiner Entstehung nach dem Holzkörper eines dicotylen Baumes; aber die Elemente des Xylems sind nicht oder nur wenig (Gefässe) verholzt; der saftreiche Inhalt und die dünnen, weichen Zellhäute lassen dieses Xylem kaum noch als Analogon des gewöhnlichen Holzkörpers erscheinen, obgleich über diese Analogie kein Zweifel bestehen kann.

Die Phloëmschichten des Fibrovalstranges zeigen bei vollkommener Ausbildung ähnliche Zellformen, wie der Xylemtheil; den Gefässen entsprechen die Siebröhren, dem Holzparenchym entspricht das Bastparenchym (Phloëmparenchym), den Libriformfasern die echten Bastzellen. Wie im Xylem, so können auch hier im Phloëm die verschiedenen Zellformen in mannigfaltigster Mischung, bald wechsellagernd in Schichten, bald unregelmässig vermischt neben einander auftreten. Eine sehr allgemein vorhandene Zellform im Phloëm ist das Cambiform, enge, meist verlängerte, dünnwandige, saftige Zellen, die zuweilen bei sehr dünnen Strängen den einzigen Bestandtheil des Phloëms auszumachen scheinen. Bei vollkommener Ausbildung des letzteren treten regelmässig Gitterzellen auf, die sich von den echten Siebröhren nicht immer deutlich unterscheiden lassen; die Bildung der letzteren wurde schon durch Fig. 23 u. 24 erläutert. Die Durchbohrung ihrer älteren Siebplatten,

zumal an den Querwänden, welche an den longitudinalen Zellreihen schief oder quer liegen können, lässt sich durch Einlegen dünner Schnitte in concentrirte Schwefelsäure, zumal nach Durchtränkung des Präparates mit Iodlösung, leicht nachweisen[1]; die Zellwände werden gelöst, der protoplasmatische Schleim bleibt (gebräunt) erhalten und lässt die durch ihn bewirkte Erfüllung der Poren der Siebplatte in Form feiner Schleimstränge (Fig. 86 *p*) erkennen. — Gitterzellen (nach v. Mohl) kann man einstweilen diejenigen Zellen nennen, bei denen ähnliche Wandbildungen sichtbar sind, ohne dass die Durchbohrung der enge gedrängten Tüpfel (Gitter) bereits nachgewiesen wäre. Hierher gehören die sogen. Vasa propria im Fibrovasalstrang der Monocotylen (Fig. 84 *v*), die von Dippel bei den Kryptogamen entdeckten, von ihm Bastgefässe genannten Zellformen (Dippel l. c.). Häufig haben die Gitterzellen oder Siebröhren auch an ihren Längswänden Sieb- oder Gitterplatten, besonders dann, wenn zwei derartige Zellen seitlich benachbart sind; diese Platten sind dünnere Stellen der Zellhaut, welche eine feine Punctirung oder gitterartige Verdickung zeigen; ob auch hier wirkliche Durchbohrungen vorkommen, ist noch unbestimmt. — Diese Zellformationen (Cambiform, Gitterzellen, Siebröhren) in Verbindung mit dem Phloëmparenchym, in welches sie eingelagert sind, oder welches zuweilen dickere Schichten bildet, können als Weichbast zusammengefasst werden im Gegensatz zu dem echten Bast, der zuweilen ganz fehlt (Cucurbita), in anderen Fällen aber sehr reichlich entwickelt ist (Helianthus tuberosus, Stamm; Tilia u. a. m.) und aus langgestreckten, prosenchymatischen, faserförmigen, geschmeidigen, zähen, festen, meist stark verdickten Zellen besteht. Meist sind sie bei Dicotylen bündelweise angeordnet, nicht selten wechsellagernde Schichten mit Weichbast bildend (Weinrebe); doch kommen sie, zumal in den späteren Phloëmtheilen, welche durch das Cambium gebildet werden, auch in einzelnen Fasern vor (Kartoffelstamm und Knolle). Gewöhnlich ist bei dichtgedrängter Lagerung die Mittellamelle der Scheidewand zweier Fasern verholzt oder cuticularisirt (resistent und mit Iod sich gelb färbend), in anderen Fällen aber bildet sie eine schleimartige »Intercellularsubstanz«, in welcher die Zellen (auf dem Querschnitt) eingebettet erscheinen (z. B. Cytisus Laburnum nach Sanio, Coniferen). So wie die Libriformfasern des Holzes können auch die echten Bastfasern des Phloëms durch nachträgliche Quertheilungen gefächert sein (Vitis vinifera, Platanus occidentalis, Aesculus Hippocastanum, Pelargonium roseum, Tamarix gallica nach Sanio l. c., p. 111). So wie man die Libriformfasern des Holzes nach Isolirung durch Mazeration oft verzweigt findet, so auch die Bastfasern, die sich dabei nicht selten auf Kosten des umgebenden weichen Gewebes mehr Freiheiten gestatten (Abies pectinata nach Schacht). — Zuweilen sind die Bastzellen kurz und bei starker Verdickung verholzt, sehr hart (Wurzelknollen von Dahlia). Bei den Apocyneen (z. B. Vinca) sind die sehr langen Bastzellen abwechselnd erweitert und verengt, dabei sehr deutlich gestreift (über milchführende Bastzellen s. unten). Die (von Dippel gefundenen) wirklichen Bastzellen der Equiseten, Farne und Lycopodiaceen sind wenig entwickelt, die äusseren Verdickungsschichten

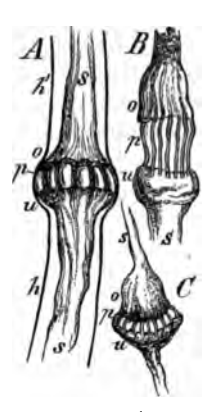


Fig. 86. Verbindungsstücke von Siebröhren, die Durchbohrung der Querwände nach Auflösung der Zellhaut durch Schwefelsäure zeigend. *A* u. *B* aus dem Blattstiel von Cucurbita; *C* aus dem Stamme von Dahlia. Bei *A* ist die Zellhaut *h h'* noch nicht völlig aufgelöst. — *s* der protoplasmatische Schleim, *o* und *u* Anhäufung desselben auf der Ober- und Unterseite der Querwand; *p* die Schleimstränge, welche diese Anhäufungen verbinden und die Poren der Siebplatten ausfüllen (vergl. Fig. 23 u. 24).

1) Vergl. Sachs in Flora 1863, p. 68, und andere Beweise für die Durchbohrung bei Hanstein: Die Milchgefässe (Berlin 1864), p. 23 ff.

ihrer Wände, wie es scheint, meist verschleimt (als »Intercellularsubstanz« entwickelt[1]).

Alles bisher Gesagte trifft nur die längs gestreckten Elemente der Fibrovasalstränge: die radial gestreckten (Xylem- und Phloëmstrahlen) sind eine Eigenthümlichkeit der offenen Fibrovasalstränge der Dicotylen und Coniferen.

§ 17. **Das Grundgewebe.** Mit diesem Namen bezeichne ich diejenigen Gewebemassen einer Pflanze oder eines Organes, welche nach der Anlage und Ausbildung der Hautgewebe und der Fibrovasalstränge noch übrig bleiben; das Grundgewebe besteht sehr häufig aus dünnwandigem, mit assimilirten Nahrungsstoffen erfülltem, saftigem Parenchym; nicht selten indessen wird es dickwandig, zuweilen nehmen einzelne Theile desselben die Form strangartiger Gebilde an, welche aus sclerenchymatischen, stark verholzten Prosenchymzellen bestehen. Ueberhaupt können im Grundgewebe ebenso wie im Hautsystem und in den Fibrovasalsträngen die verschiedensten Zellformen und Gewebeformen auftreten; ein Theil des Grundgewebes kann selbst von Anfang an im theilungsfähigen Zustand verharren, während das umgebende in Dauergewebe übergeht, oder es können bestimmte Schichten des Grundgewebes, nachdem es längst in Dauergewebe umgewandelt war, in Zelltheilung übergehen und so ein Theilungsgewebe erzeugen, aus welchem nicht nur neues Grundgewebe, sondern auch Fibrovosalstränge hervorgehen (Aloineen).

Bei den Thallophyten und vielen Muscineen ist die ganze Gewebemasse mit Ausschluss der äusseren oft als Hautgewebe entwickelten Schicht, als Grundgewebe zu betrachten; hier hat aber wegen der Abwesenheit der Fibrovosalstränge diese Unterscheidung einen geringeren praktischen Werth; bei den Laubmoosen mit strangartigen Bildungen im Stamm kann es zweifelhaft erscheinen, ob diese als besondere Formen des Grundgewebes oder als sehr rudimentäre Fibrovasalstränge zu betrachten sind. Die Gefässpflanzen dagegen lassen sofort die Selbständigkeit und Eigenartigkeit des Grundgewebes gegenüber dem Hautsystem und den Fibrovasalsträngen hervortreten; hier erfüllt es die Zwischenräume der Fibrovasalstränge innerhalb des von den Hautgeweben umschlossenen Raumes. Wo die Fibrovasalstränge geschlossen sind, kein Dickenwachsthum zeigen, da ist es häufig (z. B. bei vielen Farnen) das am massenhaftesten entwickelte Gewebe; wenn dagegen dichtgedrängte Fibrovasalstränge durch fortbildendes Cambium nach und nach grosse Massen von Holz- und Phloëmschichten erzeugen (Coniferen- und viele Dicotylenstämme und Wurzeln), da wird das Grundgewebe ein immer unbedeutenderer Theil des ganzen Organs. — Die Lagerung der Fibrovasalstränge ist bei Stämmen häufig derart, dass das Grundgewebe in eine innere, von den Strängen umschlossene Markpartie und eine äussere, die Stränge umhüllende Rindenschicht gesondert wird; da die Stränge seitlich nicht oder nur stellenweise zusammenliegen, so bleiben zwischen ihnen noch Partieen des Grundgewebes liegen, welche das Mark mit der Rinde verbinden und als Markverbindungen (Markstrahlen) bezeichnet werden. Bilden die Fibrovasalmassen eines

---

1) Es ist kein Grund vorhanden, die hypodermalen Fasern der Equiseten, das harte, braunwandige Prosenchym im Grundgewebe des Stammes der Baumfarne und von Pteris aquilina und andere, gar nicht den Fibrovasalsträngen angehörige Zellbildungen, Bast zu nennen, wie es manche Schriftsteller thun.

Organs einen axilen soliden Cylinder, wie in manchen Stämmen und den Wurzeln, so ist das Grundgewebe nur als Rinde entwickelt.

a) Kritisches. Der ganze Gang meiner Darstellung der Gewebesysteme erfordert die Einführung des Begriffes »Grundgewebe«[1]. Das Bedürfniss dazu war übrigens längst vorhanden, denn man sah sich oft genöthigt, bei anatomischen Darstellungen der Gesammtmasse der Gewebe, welche weder Epidermis noch Fibrovasalstränge sind, irgendwie gemeinsam zu bezeichnen; manche Schriftsteller brauchen in diesem Sinne das Wort Parenchym als Gegensatz zu den Fibrovasalsträngen und zur Epidermis; allein der Sprachgebrauch ist nicht wissenschaftlich; die Fibrovasalstränge enthalten oft auch Parenchym, und umgekehrt ist das Grundgewebe nicht immer parenchymatisch, sondern zuweilen entschieden prosenchymatisch; es kommt überhaupt hier gar nicht auf Zellformen an, sondern auf den Gegensatz verschiedener Gewebesysteme, deren jedes die verschiedensten Zellformen enthalten kann. — Etwas eingehender muss ich meine Darstellung und meinen Sprachgebrauch mit dem Nägeli's vergleichen; man könnte glauben, Nägeli's Protenchym sei synonym mit meinem Grundgewebe; das ist aber nicht der Fall; das Protenchym Nägeli's ist ein viel umfassenderer Begriff; Alles, was ich Grundgewebe nenne, ist Protenchym; aber nicht alles Protenchym ist Grundgewebe. Nägeli[2] sagt nämlich, er wolle das Urmeristem und alle Particen des Gewebes, die unmittelbar von demselben (d. h. bloss durch Vermittelung von Folgemeristem, nicht aber vom Cambium) herkommen, Protenchym (= Proten), das Cambium hingegen und Alles, was direct oder indirect davon abstammt, Epenchym (= Epen) nennen. Als Nägeli diese Begriffsbestimmungen machte, hatte er es wesentlich mit einer Darstellung der Fibrovasalstränge zu thun, und es ist erklärlich, dass er bei dieser Gelegen-Alles, was nicht zu den Fibrovasalsträngen gehört, gemeinsam unter einem Namen (Proten) bei Seite legte. Für uns aber handelt es sich um eine gleichmässige Darstellung der verschiedenen Differenzirungen der Pflanzengewebe, und es ist kein Grund vorhanden, nur den einen Gegensatz von Fibrovasal- und Nichtfibrovasalmassen (Epenchym und Protenchym) hervorzuheben, die übrigen Differenzirungen aber als minder wichtig zu betrachten; daher zerfällt für mich das Protenchym Nägeli's in drei mit seinem Epen gleichberechtigte Begriffe; zunächst ist das Urmeristem ebenso sehr den Fibrovasalmassen (Epenchym) entgegenzustellen, wie den Hautgeweben und dem Grundgewebe; denn aus dem noch indifferenten Urmeristem entstehen die drei Gewebesysteme durch Differenzirung. Man könnte nun den Begriff Proten, nachdem das Urmeristem daraus entfernt ist, auf die Hautgewebe und die Grundgewebe gleichzeitig anwenden; allein ich sehe keinen Grund, der uns nöthigte, gerade diesen Gegensatz allein hervorzuheben, die Natur zeigt vielmehr, dass die Differenzirung von Hautgeweben und Grundgeweben eine ebenso durchgreifende ist, wie die zwischen Fibrovasalsträngen und Grundgewebe. Aus dem Allen folgt nun, das Urmeristem, Hautgewebe, Fibrovasalstränge und Grundgewebe gleichberechtigte Begriffe sind; in jedem der drei differenzirten Gewebe finden wir die verschiedensten Zellformen, in jedem kann auch Folgemeristem entstehen: im Fibrovasalstrang ist das Cambium ein solches, die ganze junge Epidermis ist ein Bildungsgewebe in ebenso eminentem Sinne, wie das Cambium; wenn dieses Gefässe, Holz und Bast u. s. w. bildet, so erzeugt jene Haare, Spaltöffnungen, Stacheln u. s. w.; das Phellogen, zum Hautsystem gehörig, tritt noch entschiedener als Bildungsgewebe auf; endlich kann auch im Grundgewebe ein Theil längere Zeit als Bildungsgewebe verharren, oder nachträglich ein Bildungsgewebe erzeugen (z. B. das Meristem der Dracaenenstämme, welches das Dickenwachsthum desselben vermittelt und sogar neue Fibrovasalstränge bildet).

b) Beispiele. Sehr einfach und ungestört durch nachträgliche Neubildungen tritt das Verhältniss der drei Gewebesysteme in den Laubblättern der Farne und meisten Phane-

1) Das Wort ist nicht gerade schön, es wollte sich kein besseres finden.
2) Dessen Beiträge zur wiss. Bot. Heft I, p. 4.

rogamen hervor; hier ist das Grundgewebe gewöhnlich das vorherrschende System und in verschiedenen Zellenformen entwickelt. Vereinzelte, durch Grundgewebe getrennte Fibrovasalstränge durchziehen den Blattstiel, um sich in der Blattspreite zu vertheilen; im Stiel sind sie gewöhnlich von einem weitzelligen, dünnwandigen, axil gestreckten parenchymatischen Grundgewebe umgeben, dieses bildet auch um die stärkeren Stränge der Spreite scheidenartige Umhüllungen, welche als die Nerven des Blattes auf der Unterseite hervorragen; die feineren und feinsten Aeste aber verlaufen in dem sogenannten Mesophyll, d. h. einer besonderen Form des Grundgewebes, ausgezeichnet durch den Gehalt an Chlorophyll und die dünnen Zellwände; nicht selten nehmen einzelne Zellen des Grundgewebes der Blattspreite ganz sonderbare Formen an (z. B. die sternförmigen grossen Zellen im Blatt von Camellia japonica, die wie Pfosten aufgerichteten Zellen, auf welche die Spaltöffnungen der Hakeablätter gewissermassen gestützt sind). Alle diese Gewebebildungen sind umhüllt von der Epidermis, nicht selten noch von hypodermalen Geweben. In den Carpellblättern der Phanerogamen findet häufig eine mannigfaltigere Differenzirung des Grundgewebes statt; ich will nur die Bildung der sogenannten Steinschalen der Drupaceen anführen; die Steinschale ist hier die innere Gewebslage desselben Blattgebildes, dessen äussere Lagen das saftige Fruchtfleisch bilden; beides ist Grundgewebe des Carpells, jenes sclerenchymatisch, dieses saftig parenchymatisch, beide von Fibrovasalsträngen durchzogen. — Ebenso klar ist das Verhältniss in den Stämmen der Farne, unter denen die Baumfarne und Pteris aquilina noch desshalb für uns von besonderem Interesse sind, weil hier das Grundgewebe in zwei ganz verschiedenem Gewebeformen auftritt; die überwiegende Masse desselben besteht z. B. bei Pteris aquilina (Fig. 80) aus einem dünnwandigen, farblosen, im Winter stärkereichen, schleimig-saftigen Parenchym, in welchem parallel mit den Fibrovasalsträngen noch fadenförmige oder bandartige Züge dickwandiger, prosenchymatischer, dunkelbrauner Sclerenchymstränge verlaufen; sie haben mit den Fibrovasalsträngen Nichts gemein, sie sind nur eine besondere Form des Grundgewebes,

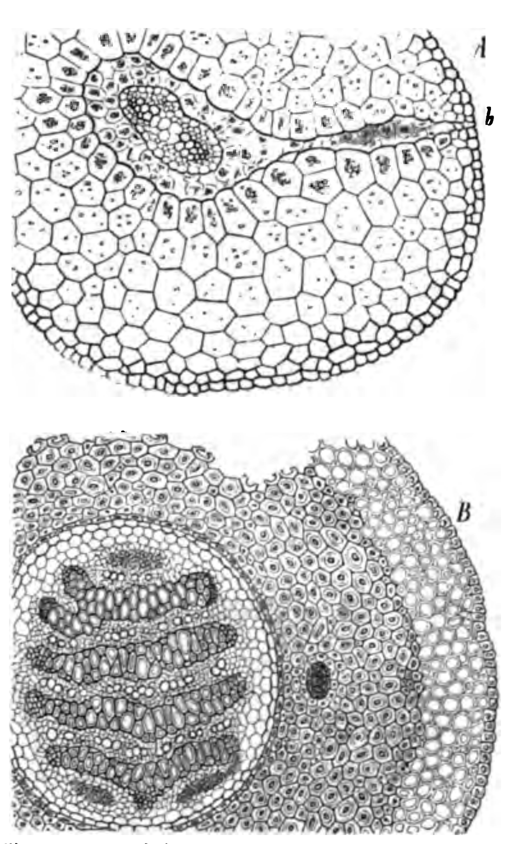


Fig. 87. *A* Querschnitt des Stammes von Selaginella denticulata; der Fibrovasalstrang ist noch nicht ganz ausgebildet; die Gefässe sind an beiden Seiten schon verholzt, im Centrum noch nicht; *l* luftführende Intercellularräume in dem den Strang umhüllenden Parenchym; gegen *b* der einem zum Blatt ausbiegenden Strange entsprechende Theil dieses Gewebes. — *B* Querschnitt des ausgebildeten Stammes von Lycopodium Chamaecyparissus; der axile Gewebecylinder besteht aus dicht gedrängten und verschmolzenen Fibrovasalsträngen; die vier Xylemtheile derselben sind ganz gesondert, sie bilden auf dem Querschnitt vier Bänder, zwischen denen und um welche herum die engeren Zellen des Phloëms sich finden; die Phloëmtheile der vier Stränge sind verschmolzen; zwischen je zwei Xylemsträngen bemerkt man eine Reihe weiterer Zellen, die Gitterzellen oder Siebröhren; die an der rechten und linken Kante jedes Xylemtheils liegenden engen Zellen sind Spiralfaserzellen (auch bei *A*). In dem dickwandigen prosenchymatischen Grundgewebe, welches den axilen Cylinder umhüllt, sieht man den dunkeln Querschnitt eines dünnen Fibrovasalstranges, der zu einem Blatt hinausbiegt; er besteht fast ausschliesslich aus langen Spiralfaserzellen (Vergr. von *A* und *B* etwa 90).

welches bei den Kryptogamen auch sonst oft in prosenchymatischen Formen auftritt. Die Neigung zur prosenchymatischen Ausbildung der Zellen des Grundgewebes tritt besonders auch bei den Lycopodiaceenstämmen hervor; bei Selaginella denticulata (Fig. 87 *A*) z. B. ist der axile Fibrovasalstrang von einem sehr lockeren Parenchym umgeben, welches grosse Intercellularräume bildet: dieser innerste Theil des Grundgewebes ist von einem interstitienlosen dünnwandigen Gewebe umhüllt, welches sich auf dem Längsschnitt als prosenchymatisch gebildet erweist; die Zellen sind oben und unten zugespitzt und schieben sich tief zwischen einander hinein; nach der Peripherie hin werden sie immer enger und spitzer; die äusseren sind dunkelwandig, sie bilden das allmählich in jenes Grundgewebe übergehende Hautsystem. Bei Lycopodium Chamaecyparissus (*B*) ist der aus mehreren Fibrovasalsträngen bestehende axile Cylinder umgeben von einer dicken Lage sehr verdickten Prosenchyms; die Zellen sind im jungen Stamme denen von Selaginella ähnlich, aber hier kommt später noch die enorme Verdickung zu der prosenchymatischen Form der Zellen des Grundgewebes hinzu; dieses ist seinerseits noch von einer Gewebslage umhüllt, deren Zellen dünnwandig und nicht prosenchymatisch sind; diese Schicht ist eine abwärts gehende Fortsetzung des Grundgewebes der Blätter, welches den Stamm überall umhüllt und selbst von einer deutlich ausgebildeten Epidermis überzogen wird.

c) Die Zellen- und Gewebeformen des Grundgewebesystems haben bisher noch nicht, wie die der Fibrovasalstränge, eine vergleichende und zusammenfassende Bearbeitung erfahren. Aus dem sehr zerstreuten Material entnehme ich zur Orientirung des Anfängers Folgendes:

Abgesehen von manchen ganz speciellen Vorkommnissen, macht sich bei der Differenzirung des Grundgewebes vorwiegend die Beziehung zum echten Hautgewebe einerseits, zu den Fibrovasalsträngen andererseits geltend; gewisse Formen des Grundgewebes treten als Verstärkungen oder wenigstens als Begleiter der Hautgewebe auf und sind bereits oben als Hypoderma bezeichnet worden; andere Gewebemassen begleiten die einzelnen Fibrovasalstränge als theilweise oder ganz geschlossene Hüllen oder Scheiden, die ich ganz allgemein als Strangscheiden bezeichnen will; sodann wird gewöhnlich noch der ganze übrige Innenraum des betreffenden Organs von anderen Gewebeformen ausgefüllt, die nicht wie vorwiegend jene beiden flächen- oder schichtenförmig, sondern massig auftreten; ich will sie einfach Füllgewebe nennen.

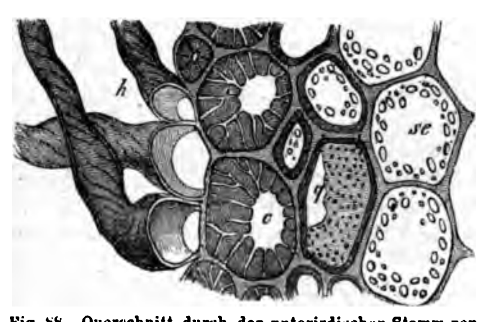


Fig. 88. Querschnitt durch den unterirdischen Stamm von Pteris aquilina. *h* Wurzelhaare; stark verdickte braunwandige Zelle unter der Epidermis, *q* eine solche tiefer liegend und weniger verdickt, es ist ein Theil der Wandung en face zu sehen; *sc* stärkehaltige Zellen der tieferen Schichten, den Uebergang zu dem inneren farblosen Parenchym des Grundgewebes vermittelnd.

Jeder dieser Gewebecomplexe kann aus sehr verschiedenen Gewebeformen bestehen.

Das Hypoderma erscheint zuweilen als dünnwandiges, saftreiches Wassergewebe (Blätter der Tradescantien, Bromeliaceen), häufig bei den Dicotylen (Stengel und Blattstiele) besteht es aus Collenchym, dessen Zellen longitudinal gestreckt, eng, in den Kantenwinkeln mit stark quellungsfähiger Masse verdickt sind, oder das hypodermatische Grundgewebe ist sclerenchymatisch entwickelt, wie im Stamm von Pteris aquilina, oder es tritt in Form dickwandiger, aber geschmeidiger Fasern auf, und zwar entweder Schichten und Stränge bildend (Stamm der Equiseten, Blatt der Coniferen, Fig. 89) oder in vereinzelten langen Fasern, die echten Bastfasern ähnlich sind (Blatt der Cycadeen). In allen diesen Fällen sind die Zellen des Hypoderms longitudinal gestreckt; wo es aber darauf ankommt, sehr resistente Lagen zu erzeugen, da strecken sich die Zellen oft senkrecht zur Oberfläche des Organs, und indem sie sich stark

verdicken, bilden sie Schichten dicht zusammengeordneter Prismen, wie in der Fruchtschale der Marsilien, Pilularien, in der Samenschale der Papilionaceen; vereinzelte derartige Zellen finden sich zuweilen im Hypoderma als Begleiter der Spaltöffnungen und Athemhöhlen (z. B. Blätter von Hakea) vor.

Die Strangscheiden[1]) werden häufig von einer einzigen Zellenschicht gebildet, welche die einzelnen Fibrovasalstränge dicht anliegend umhüllt (Fig. 84) oder, wenn diese auf dem Querschnitt des Stammes im Kreise geordnet sind, nur die Phloëmschichten berührend, eine allen gemeinsame Hülle darstellt (Fig. 82). Die radialgestellten Längswände dieser einfachen Strangscheiden zeigen auf Querschnitten je einen schwarzen Punkt in Folge einer eigenthümlichen Faltung dieser Längswände. Die Wandung dieser Zellen ist meist dunn, aber verholzt oder sonstwie verändert; bei den dünneren Gefässbündeln der Farne auf der dem Bündel zugekehrten Seite oft stark verdickt und gebräunt. Bei manchen Equiseten (z. B. E. hiemale) verläuft eine continuirliche Strangscheide auch auf der Innenseite

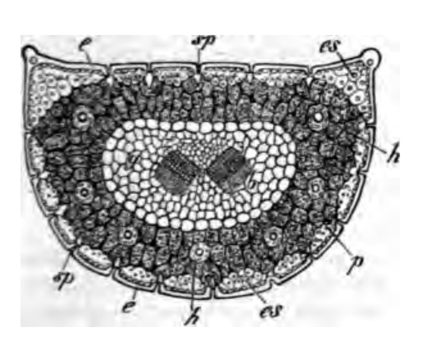


Fig. 89. Querschnitt der Nadel von Pinus Pinaster (etwa 50mal vergrössert). e Epidermis, es hypodermale Faserstränge; sp Spaltöffnungen; h Harzgänge; p chlorophyllhaltiges Parenchym; gb farbloses inneres Gewebe, zwei Fibrovasalstränge enthaltend.

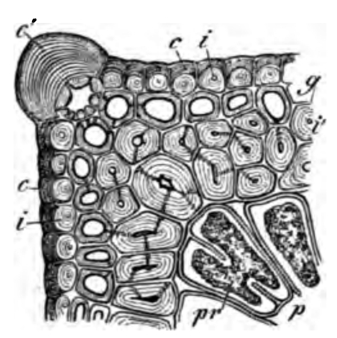


Fig. 90. Die linke Kante der vorigen Figur vergrössert (500). c cuticularisirte Hautschichten der Epidermiszellen, i innere nicht cuticularisirte Schichten derselben; c' sehr stark verdickte Aussenwand der an der Kante liegenden Epidermiszellen; bei gi' die hypodermalen Zellen; g die Mittellamelle, i' die geschichtete Verdickungsmasse; p chlorophyllhaltiges Parenchym: pr contrahirter Inhalt desselben.

des Gefässbündelkreises. — Bei vielen Monocotylen, zumal den Gräsern und Palmen, ist jeder Fibrovasalstrang, dessen Xylem und Phloëm weichwandig und zart sind, von einer mehrschichtigen Lage fester, verholzter langer Prosenchymzellen umgeben (Fig. 81). Noch viel mächtigere Schichten braunwandigen Sclerenchyms begleiten die Gefässbündel im Stamm der Baumfarne. — Der axile Fibrovasalkörper aller Wurzeln ist von einer meist dünnwandigen einfachen Strangscheide umkleidet (Fig. 117). (Ueber die Strangscheide vergl. Caspary: Jahrb. f. wiss. Bot. I. Hydrilleen. — Sanio: bot. Zeitg. 1865, p. 176 ff. — Pfitzer: Jahrb. f. wiss. Bot. VI. p. 297).

Das Füllgewebe besteht aus dünnwandigem, saftreichem Parenchym mit Intercellularräumen, welche allen anderen Geweheformen fehlen; im Stamm der Lycopodiaceen und mancher anderen Cryptogamen besteht das Füllgewebe jedoch aus Prosenchym, und zwar ist dieses entweder dünnwandig, wie bei den Salaginellen, oder dickwandig, wie bei Lycopodien. Insofern das Füllgewebe parenchymatisch ist, kann es auch einfach als Parenchym des Grundgewebes oder Grundparenchym bezeichnet werden; von ihm lassen sich zwei Hauptformen unterscheiden, die jedoch durch Uebergänge verbunden sind: das farb-

---

1) Der Kürze wegen ziehe ich diesen Namen dem: Gefässbündelscheide vor; das gleichbedeutende von Caspary empfohlene Wort Schutzscheide besagt mehr, als sich rechtfertigen lässt und ist dabei mit Zischlauten so überladen, dass man es doch lieber gar nicht ausspricht.

lose Parenchym nämlich, welches im Inneren saftiger, umfangreicher Stengel, Knollen, in allen Wurzeln und saftigen Früchten vorkommt, und das chlorphyllreiche Parenchym, welches die oberflächlichen Lagen unter den Hautgeweben der Stengel und Früchte bildet; in den Laubblättern erfüllt es, wenn diese dünn und zart sind, den Raum zwischen oberer und unterer Epidermis, sind sie sehr dick, wie z. B. die der Aloëarten, so bildet es es nur die oberflächlichen Schichten, während die innere Gewebemasse farbloses Parenchym ist.

Nicht selten treten im Grundparenchym vereinzelte, ganz eigenthümliche Zellen, Zellgruppen, Stränge oder Bänder auf; vereinzelt erscheinen z. B. die verzweigten dickwandigen Zellen im Mesophyll der Blätter von Camellia (Fig. 16), die ähnlich gebildeten Spicularzellen in den parenchymatischen Geweben der Gymnospermen, besonders häufig bei Welwitschia; gruppenweise angeordnet finden sich die polyedrischen Steinzellen (Sclerenchym) im Fleisch der Birnen, ähnliche vereinzelt oder gruppirt in vielen Baumrinden: in Form von Strängen und Bändern angeordnet erscheinen die braunwandigen prosenchymatischen Sclerenchymzellen im Grundparenchym der Stämme der Baumfarne und von Pteris aquilina. Geschlossene, massive Schichten bildet das Sclerenchym im Carpell der Steinfrüchte (das Gewebe der Steinschale bei Prunus, Cocos u. a.). Hierher sind auch zu rechnen viele eigenthümlich verdickte Zellen, welche ab und zu im Parenchym vorkommen, u. a. auch wohl die fibrösen Zellen der Antherenwandungen, wenn dieselben nicht vielleicht dem Hautsystem angehören (weiteres Material findet sich z. B. bei Schacht: Lehrb. d. Anat. u. Phys. der Gew. 1856. — Thomas: Jahrb. f. wiss. Bot. IV. p. 23. — Kraus: ebenda IV. p. 305 u. V. p. 83. — Borščow: ebenda VII. p. 344).

d) Neubildungen im Grundgewebe. Das gesammte Grundgewebe im Stamm der höheren Kryptogamen, im Stamm der meisten Monocotylen und vieler Dicotylen, ebenso in allen Blättern und in allen noch nicht durch Dickenwachsthum veränderten Wurzeln ist unmittelbar aus dem Urmeristem dieser Organe durch weitere Ausbildung gleichzeitig mit den Fibrovasalsträngen und den Hautgeweben hervorgegangen. Bei den mit Dickenwachsthum begabten Stämmen und Wurzeln vieler Phanerogamen kommt es aber vor, dass innerhalb des Grundgewebes sich schon anfangs oder nachträglich Meristem bildet, aus welchem dann secundäres Grundgewebe neben secundären Fibrovasalsträngen erzeugt wird. Ganz klar tritt dieses Verhalten im Stamm von Dracaena, Aletris, Yucca, Aloë, Lomatophyllum, Calodracon hervor[1]. Bei Dracaena und Aletris bilden sich im Urmeristem der Stammspitze isolirte Fibrovasalstränge, während das ganze sie umgebende und sie von der Epidermis trennende Grundgewebe sich in Parenchym umwandelt und in Dauergewebe übergeht; aber nach längerer Zeit (bei Aletris flagrans etwa 4—5 Ctm. unter der Stammspitze, bei Dracaena reflexa nach Millardet erst 17—18 Ctm. unterhalb des Gipfels) beginnt in einer der Zellschichten des Grundgewebes, welche die äusseren Fibrovasalstränge unmittelbar umgeben, von neuem die Bildung eines Meristems; die betreffenden Dauerzellen theilen sich wiederholt durch tangentiale Wände; es entsteht (im Querschnitt gesehen) ein Gürtel von Meristem (x Fig. 91), dessen Zellen in radiale Reihen geordnet sind. In diesem Meristem werden neue Fibrovasalstränge erzeugt, indem eine, zwei oder mehr benachbarte Zellen des Querschnitts sich durch verschieden gestellte Längswände wiederholt theilen; aus den so entstandenen Procambiumsträngen gehen unmittelbar die Zellen der Fibrovasalstränge hervor; das dazwischen liegende Meristem geht ebenfalls in Dauergewebe über und zwar in derbwandiges Parenchym, welches nun das secundäre Grundgewebe zwischen den secundären Fibrovasalsträngen darstellt; indem die nach innen gekehrten Zellen des Ver-

1) Vergl. die Darstellung von Millardet: »Sur l'anatomie et le dévéloppement du corps ligneux dans les genres Yucca et Dracaena (extrait des mém. de la société impériale des sciences nat. de Cherbourg F. XI. 1865«) und Nägeli: Beitr. zur wiss. Bot., Heft I. p. 21.

dickungsringes centrifugal fortschreitend in Dauergewebe übergehen, während die äusseren sich wiederholt theilen, bewegt sich der ganze Ring centrifugal fort und lässt die neuen Stränge und Parenchymzellen zurück. Bei Yucca fand Millardet die Entstehung des Meristemringes (Verdickungsringes) schon 3 Millim. unterhalb der Stammspitze; bei Calodracon bleibt nach Nägeli sogleich ein Meristemring übrig, wenn in der Stammspitze die Stränge und das Grundgewebe sich differenziren; auch dieses erzeugt später neue Stränge und secundäres Grundgewebe. Bei den Dicotylen und Coniferen treten ähnliche Verhältnisse noch viel häufiger und mit manchen Complicationen auf, deren Betrachtung ich im II. Buche aufnehmen werde. Nur ein Beispiel will ich hier beschreiben, da es geeignet ist, das Verhältniss des Grundgewebes zu den Fibrovasalsträngen von einer neuen Seite zu zeigen. In dem hypocotylen Stengelglied von Ricinus communis findet man am Anfang der Keimung

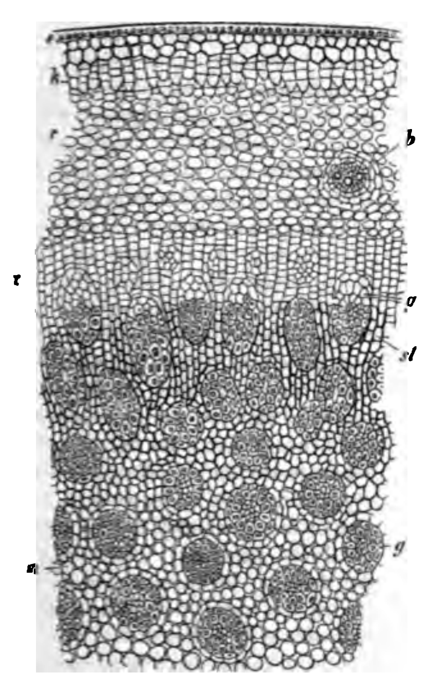


Fig. 91. Theil des Querschnitts eines etwa 13 Mill. dicken und 1 Meter hohen Stammes von Dracaena (wahrscheinlich reflexa), etwa 20 Ctm. unter dem Gipfel. — *e* Epidermis, *k* Kork (Periderm), *r* Rindentheil des Grundgewebes, *b* Querschnitt eines Fibrovasalstranges, der zu einem Blatt hinausbiegt; *m* das primäre Grundgewebe (Mark), *g* die primären Stränge; *x* der Meristemgürtel, in welchem noch sehr junge Fibrovasalstränge zu sehen sind, während ältere *g* schon halb oder ganz aus ihm herausgetreten sind, da sich sein innerer Theil in strahlenartig geordnetes Grundgewebe *st* umwandelt.

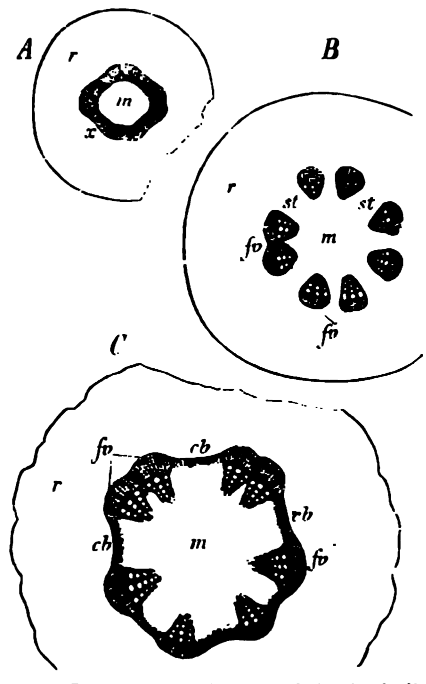


Fig. 92. Ricinus communis. Querschnitt durch die Mitte des hypocotylen Gliedes während verschiedener Keimungsstadien; *A* nach Austritt der Wurzel aus der Samenschale, *B* nachdem das hypocotyle Glied etwa 2 Ctm. lang geworden, *C* am Ende der Keimung. *m* Mark, *r* Rinde, *x* fortbildungsfähiger Gewebering (Sanio's Verdickungsring entsprechend); *st* Markverbindungen oder Markstrahlen; *fv* Fibrovasalstränge; *cb* Ueberbrückungen der Markverbindungen durch Folgemeristem, welches später Xylem und Phloëm erzeugt und echtes Cambium bildet.

auf dem Querschnitt einen Ring von fortbildungsfähigem Gewebe (*x* Fig. 92 *A*), durch den das Grundgewebe in Mark (*m*) und in Rinde (*r*) getheilt wird; schon um diese Zeit deuten 8 Gruppen enger Spiralgefässe die Differenzirung von ebenso vielen Fibrovasalsträngen an; später differenzirt sich das fortbildungsfähige Gewebe (*B*) in 8 völlig isolirte Fibrovasalstränge *fv* und ebenso viele dazwischen liegende Partieen von parenchymatischem Grundgewebe, welches durch Nichts von dem des Markes und der Rinde verschieden ist (vergl. Fig. 92 *B*); die Fibrovasalstränge sind jetzt also durch Markstrahlen getrennt. Dieser Zu-

stand dauert indessen nicht lange; denn sobald das Stammglied sich verlängert und verdickt hat und die körnigen Stoffe des Grundgewebes meist verbraucht sind, beginnt in denjenigen Zellen der Markstrahlen, welche zwischen den Cambiumschichten von je zwei benachbarten Strängen liegen, wiederholte Theilung durch tangentiale Wände aufzutreten (Fig. 92 *C*, *cb*); es wird so gewissermassen eine Brücke von Folgemeristem zwischen den Cambiumschichten der Bündel hergestellt; so kommt abermals ein geschlossener Ring von fortbildungsfähigem Gewebe zu Stande, der ebenfalls die Verdickung des Stammtheiles bewirkt und daher als Verdickungsring bezeichnet werden kann; nur ist seine Entstehung eine etwas andere, als bei Dracaena und ihren Verwandten. Dort besteht der Verdickungsring ganz aus Folgemeristem, welches aus dem Grundgewebe entstand, die neugebildeten Fibrovasalstränge liegen in dem Verdickungsring; hier dagegen besteht der Ring (*C*, *cb*) aus Cambium, welches in den Gefässbündeln liegt, und aus Folgemeristem, welches aus dem Grundgewebe hervorgegangen ist; hier geht also umgekehrt der Verdickungsring durch die Fibrovasalstränge; aber das Grundgewebe, welches die Ergänzungsstücke des Ringes zwischen den Strängen liefert, ist selbst erst vor Kurzem aus einem fortbildungsfähigen Gewebe hervorgegangen. Später erzeugt nun das Cambium der Stränge beständig neues Xylem, das Meristem zwischen diesen thut dasselbe, und so wird ein geschlossener Xylemring (d. h. ein Hohlcylinder) gebildet, der fortwährend an Dicke zunimmt; gleichzeitig bildet dasselbe Verdickungsgewebe nach aussen hin immer neue Phloëmschichten; sobald diess stattfindet, hört jeder sichtbare Unterschied zwischen dem ursprünglichen Cambium der Stränge und dem Folgemeristem zwischen ihnen auf; man hat einen geschlossenen Cambiumring. Die nun beständig gebildeten Fibrovasalmassen häufen sich mächtig an, das ursprünglich vorhandene Grundgewebe tritt immer mehr der Masse nach zurück. Durch die Umfangszunahme des Fibrovasalkörpers im Stammglied wird Epidermis und Rindenparenchym passiv ausgedehnt, die Zellen derselben wachsen dem Zuge folgend lebhaft in tangentialer Richtung; ihre ursprüngliche Form wird aber wieder hergestellt, da sie sich durch radiale Wände theilen; so wird also auch der ganze Rindentheil des ursprünglichen Grundgewebes und die Epidermis durch die im Fibrovasalkörper stattfindenden Vorgänge zu nachträglichen Theilungen veranlasst; Fig. 56 stellt diese Verhältnisse in dem sich verdickenden hypocotylen Stammglied von Helianthus annuus dar, die Figur kann aber ebenso gut für Ricinus gelten.

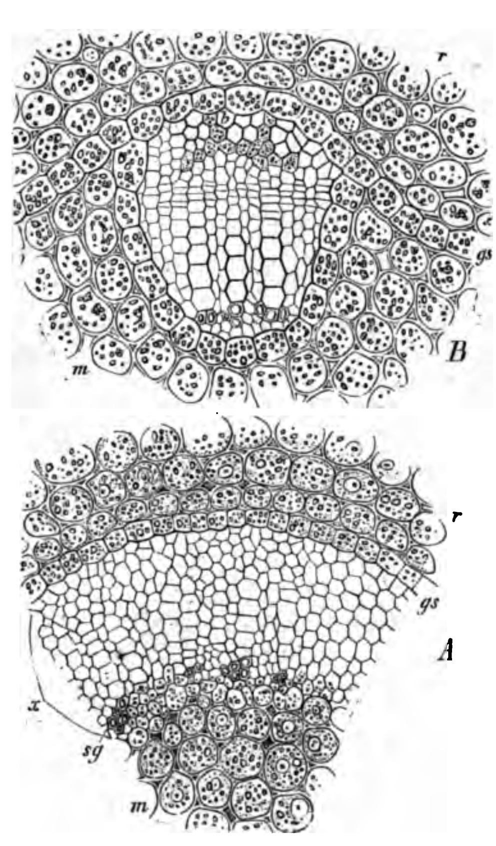


Fig. 93. *A* ein Theil von Fig. 92. *A* stärker vergrössert; *sg* Spiralgefässe, *gs* Gefässbündelscheide; *B* ein Theil von *B* Fig. 92 stärker vergrössert; in dem nun isolirten Fibrovasalstrang entsteht durch tangentiale Theilungen echtes Cambium; die übrigen Buchstaben wie in Fig. 92. — Man vergl. Fig. 82, welche einen Theil von Fig. 92 *C* in derselben Vergrösserung wie *A* und *B* Fig. 93 darstellt.

§ 18. Milchsaftgefässe, Schlauchgefässe, saftführende Intercellularräume, Drüsen. Gleich anderen Zellen- und Gewebeformen kommen auch die hier zu besprechenden sowohl im Grundgewebe wie in den Fibrovasalsträngen, selbst im Hautsystem vor, und bei einer strengeren Durchführung der Morphologie der Gewebe würden diese Formen auch als Constituenten der drei Systeme zu behandeln sein. Wenn sie hier trotzdem eine gesonderte und gemeinsame Betrachtung finden, so geschieht diess, um ihre hervorragenden physiologischen Eigenthümlichkeiten mehr in den Vordergrund zu stellen. — Sie zeigen mannigfaltige Uebergänge sowohl zu den Gewebeformen der Systeme, innerhalb welcher sie liegen, als auch unter einander. Die einfacheren Schlauchgefässe, die sich vorzugsweise im Parenchym des Grundgewebes vieler Monocotylen vorfinden, weichen nur durch grössere Länge der Zellen und reihenweise Verbindung derselben von den umgebenden Parenchymzellen ab; bei weiterer Ausbildung gehen diese Reihen in Zellfusionen über, die Querwände werden aufgelöst und so längere, meist nahe der Epidermis hinziehende Schläuche gebildet; von ihnen zu den echten Milchsaftgefässen ist nur ein Schritt; auch sie sind Zellfusionen, Verschmelzungen geradliniger oder verzweigter anastomosirender Zellreihen; diese mit milchigem Saft erfüllten Canäle liegen häufig in dem Phloëmtheile der Stränge und begleiten diese durch alle Theile der Pflanze, ein continuirliches System in dieser darstellend; sie kommen auch im Xylem vor (Carica), wo sie, aus der Verschmelzung parenchymatischer Zellen entstehend, die Gefässe umspinnen und durch die Markstrahlen selbst in die Rinde hinaustreten; in noch anderen Fällen verlaufen sie im Grundgewebe des Markes oder der Rinde; ihre Wandung ist meist sehr dünn, wenn sie aus der schon im Urmeristem erfolgenden Verschmelzung von parenchymatischen Zellen hervorgehen, sie kann aber auch dick werden, und es ist kaum zweifelhaft, dass in manchen Fällen (Apocyneen, Euphorbiaceen) die Bastfasern selbst in Milchsaftgefässe umgewandelt werden; bei manchen Aroideen ist es nach Hanstein sogar wahrscheinlich, dass Gefässe des Xylems die Form und Function von Milchsaftgefässen annehmen. Die morphologische Bedeutung dieser Organe kann also eine sehr verschiedene sein; physiologisch haben sie das gemeinsam, dass sie gelöste und fein vertheilte Stoffe (Emulsionen) enthalten, die in ihnen offene Bahnen rascher Bewegung finden. Derselbe Zweck wird in der Pflanze aber auch dadurch erreicht, dass Zellen ihre Inhaltstoffe in bestimmt geformte Intercellularräume ergiessen, welche gleich den Milchsaftgefässen ein zusammenhängendes Canalsystem in der Pflanze bilden können; auch sie werden bald im parenchymatischen Grundgewebe, bald im Xylem, bald im Phloëm der Stränge erzeugt; sie unterscheiden sich von jenen leicht durch die besondere Anordnung der umgebenden Zellen. Die in ihnen enthaltenen Säfte können limpid, schleimig, gummihaltig sein (Araliaceen), oder es mischt sich ihnen eine Emulsion von harzbildenden Stoffen bei (Umbelliferen), oder der Gang enthält ein harzlieferndes ätherisches Oel (Coniferen), oder aber andere riechende und gefärbte Flüssigkeiten von ölartiger Beschaffenheit (Compositen, Umbelliferen). Von den bisher genannten Saftbehältern unterscheiden sich die Drüsen dadurch, dass sie nicht Canäle und Canalsysteme darstellen, sondern locale Bildungen sind; es können einzelne Zellen als Drüsen auftreten, oder rundliche Gruppen, deren Scheidewände nicht selten aufgelöst werden, so dass auch hier wieder auf dem Wege der Zellfusion Behälter

für besondere (meist stark riechende, viscide, ölige, gefärbte) Stoffe entstehen. Die Drüsen können überall im Gewebe auftreten, und wenn sie der Epidermis angehören, ihren Saft nach aussen entleeren.

a) Milchsaft- und Schlauchgefässe[1]) zeigen, wie schon erwähnt, so zahlreiche und verschiedenartige Uebergänge, dass es wünschenswerth wäre, sie unter einem gemeinsamen Namen, etwa als Saftschläuche zusammenfassen zu können.

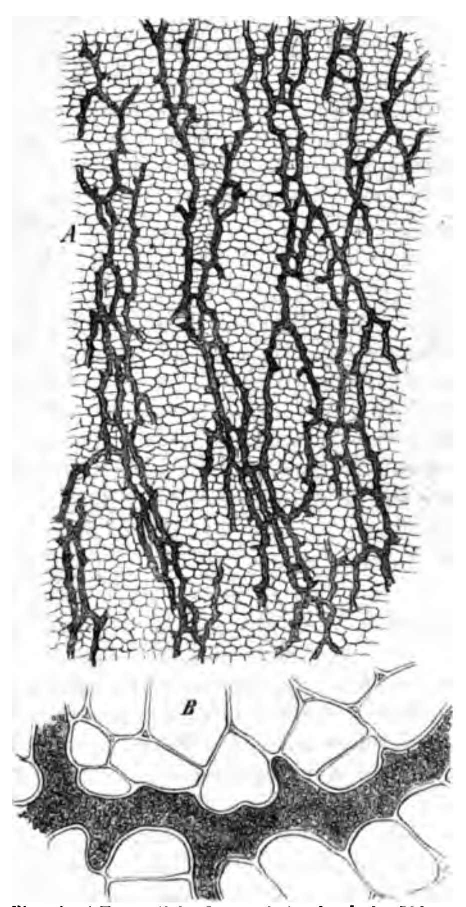


Fig. 94. *A* Tangentialer Längsschnitt durch das Phloëm der Wurzel von Scorzonera hispanica; im parenchymatischen Gewebe verlaufen zahlreiche, seitlich unter sich anastomisirende Milchsaftgefässe. — *B* ein kleines Stück eines Milchgefässes mit den angrenzenden Parenchymzellen stärker vergrössert.

Milchsaftgefässe von sehr vollkommener Entwickelung besitzen die Cichoriaceen, Campanulaceen und Lobeliaceen: sie gehören hier zu den Fibrovasalsträngen, die sie als netzartig anastomosirende Röhren durch die ganze Pflanze hin begleiten, bei den Cichoriaceen der äusseren, bei den beiden anderen Familien der inneren Phloëmschicht eingelagert; ihre Form wird am besten erkannt, wenn man Abschnitte dieser Pflanzen einige Minuten in verdünnter Kalilösung kocht; die Netze lassen sich dann schon in dem durchsichtigen Gewebe deutlich erkennen (Fig. 94), und es ist leicht, sie in grösseren Stücken ganz frei zu legen. — In den Papayaceen (Carica und Vasconcella) verlaufen die Milchsaftgefässe dagegen im Xylem der Fibrovasalstränge; sie, d. h. die Zellen, durch deren Fusion sie sich bilden, werden von dem Cambium mit den anderen Elementen des Xylems schichtenweise wiederholt erzeugt; die getüpfelten und netzförmig verdickten Holzgefässe wechsellagern mit ihnen. Die Ausläufer der Milchsaftgefässe umspinnen diese nach allen Richtungen und legen sich zuweilen fest an ihrer Oberfläche an; ausserdem verlaufen aber auch in den Markstrahlen horizontale Aeste dieser Schläuche, welche gegen die primäre Rinde hin in zerstreuten Verästelungen oder rücklaufenden Schlingen endigen, ebenso im Mark, soweit der Stengel hohl ist. So wie bei den zuletzt genannten Familien entwickelt sich in den horizontalen Scheidewänden, welche das Markgewebe bei dem Ursprung jedes Blattstiels in der Stengelhöhlung bildet, ein reiches Netz von Milchsaftgefässen, welches in zahllosen Verästelungen und in mehreren Lagen über einander die horizontale Scheidewand quer durchsetzt und die Schläuche der Markstrahlen und des ganzen Holzcylinders in Ver-

1) J. Hanstein: Monatsberichte der Berliner Akademie 1859. — Derselbe: Die Milchsaftgefässe und verwandten Organe der Rinde. Berlin 1864. — Dippel: Verhandl. d. naturw. Vereins für Rheinland u. Westphalen. 22. Jahrg. B. 1—9. — Dippel: Entstehung der Milchsaftgefässe und deren Stellung im Gefässbündelsystem. Rotterdam 1865. — Vogel: Jahrb. für wiss. Bot. V. p. 31.

bindung bringt. — Bei den Papaveraceen (Chelidonium, Papaver, Sanguinaria) sind die Milchgefässe ebenfalls sehr vollkommen entwickelt; sie sind aber hier nicht so wie bei den erstgenannten Familien in bandförmige Gruppen vereinigt, sondern sie laufen meist in grösserer Entfernung, von einander getrennt, zerstreut in Phloëm und dem umgebenden Parenchym; einzelne erscheinen auch im Mark, in's Xylem dringen sie nicht ein; seitliche Auswüchse und Queranastomosen sind im Stamm selten, in den Blättern und besonders in den Carpellen häufig, hier werden im parenchymatischen Grundgewebe engmaschige Netze gebildet (Unger); ähnlich in der Wurzelrinde. Bei dieser Familie, zumal im Wurzelparenchym von Sanguinaria canadensis ist nach Hanstein die Entstehung der Milchsaftgefässe durch Verschmelzung von Zellreihen (Auflösung der Wände zwischen Nachbarzellen) mit Evidenz nachzuweisen; es kommen hier unvollkommene Verschmelzungen vor, in deren Folge die Schläuche rosenkranzförmig erscheinen. Das reich entwickelte System der Milchsaftgefässe der Urticeen, zumal von Ficus und Humulus, verläuft in der Rinde, dicht neben den Bastfaserbündeln, bei Ficus auch im Mark, aber nicht im Holz; sie sind aber weder so häufig und deutlich gegliedert wie bei den Papaveraceen, noch so regelmässig zu einem engmaschigen Netz verbunden wie bei den Cichoriaceen; vielmehr laufen sie innerhalb jedes Stengelgliedes fast einzeln und ununterbrochen als gleichmässige Schläuche fort, indem sie nur selten einmal einen Ast aussenden oder mit einem anderen Schlauch in Verbindung treten. Dagegen bilden sie in den Knoten und in den Blättern zahlreiche Verästelungen, zuweilen netzartig vereinigt; sie bilden kleine, feine, stumpf endigende Fortsätze, wie die der Cichoriaceen. In den dickeren Blättern mancher Feigen zerstreuen sie sich weit durch das Parenchym und gelangen selbst bis dicht unter die Epidermis. — Die Milchsaftgefässe der Euphorbiaceen sind jenen insofern ähnlich, als sie ebenfalls zu den verzweigten gehören und überall reichlich durch das Parenchym des Grundgewebes vertheilt sind; sie unterscheiden sich aber dadurch, dass sie dickere Wände haben, im Querschnitt den Bastfasern ähnlich sind; in der Nähe der Bastfaserbündel am reichlichsten entwickelt, ersetzen sie diese zuweilen ganz (Euphorbia splendens); von hier aus laufen sie in Rinde und Mark, zumal in den Stengelknoten und den Blattpolstern zahlreiche Verästelungen bildend. — Noch mehr den Bastfasern gleichen die Milchsaftgefässe der Asclepiadeen und Apocyneen; gleich jenen sind sie zum Theil an beiden Enden zugespitzt, zuweilen haben sie ebenso verdickte und charakteristisch gestreifte Wände wie sie; sie finden sich bald wirklich an Stelle der echten Bastfasern, bald sind sie mit diesen in einem Bündel (des Phloëms vereinigt, oder sie umgeben dieselben; in diesen Fällen ist es also die Gegenwart des Milchsaftes, durch welchen die Verwandtschaft dieser metamorphosirten Bastelemente mit echten Milchsaftgefässen hergestellt wird; je mehr ihr Inhalt milchig wird, desto mehr verdünnt sich die Haut (Hanstein l. c. 24); neben diesen einfachen faserförmigen Schläuchen finden sich jedoch auch verästelte und anastomosirende, besonders in den Stengelknoten, in Mark und Rinde (Nerium Oleander). Bei den Aroideen finden sich in den Fibrovasalsträngen und dem Grundgewebe netzartig verbundene Milchsaftgefässe; manche Gattungen, Caladium, Arum zeigen aber noch das Eigenthümliche, dass innerhalb des Xylems safthaltige Röhren verlaufen, die ihrer Stellung, zum Theil ihrer Structur nach als metamorphosirte Spiralgefässe aufgefasst werden können; aber auch im Grundgewebe verlaufen einfache, weite, jenen ähnliche Schläuche. — Bei der Gattung Acer verwandeln sich die Siebröhren in Milchsaftgefässe, wie aus ihrer Lagerung im Phloëm und ihrer Wandbildung hervorgeht.

Wenn auch nicht der Lage, so doch der Form nach, ähneln die von Hanstein entdeckten Schlauchgefässe der Alliumarten den Siebröhren; sie enthalten (deutlich wenigstens in den Zwiebeln von A. Cepa, Milchsaft und gleichen in mancher anderen Hinsicht den einfacheren Milchsaftgefässen der Dicotylen. Sie bestehen aus langen, weiten Zellen, welche mit ihren breiten Enden einander berühren und hier siebartig oder gitterartig gebildete Querwände haben; wo zwei Schläuche sich seitlich berühren, da haben auch die Längswände ähnliche Tüpfelbildungen wie die Siebröhren (Fig. 95); die Durchbrechung der Querwände, d. h. die Bildung offener Poren ist indessen bei den Laucharten zweifelhaft. Diese Schlauchgefässe

durchziehen die Zwiebelschalen, an deren Basis sie anastomosiren, ebenso die Laubblätter, und Blüthenschäfte in langen, nahezu parallelen Zügen, welche meist durch 1—3 Zellschichten von der Epidermis getrennt sind. Aehnliche Reihen bilden die Schlauchgefässe der Amaryllideen (Narcissus, Leucojum, Galanthus); sie sind aber den Milchsaftgefässen dadurch noch ähnlich, dass die Querwände der Zellreihen theilweise, zuweilen ganz aufgelöst werden; ihr Saft ist aber nicht milchig, er enthält zahlreiche nadelförmige Krystalle von oxalsaurem Kalk (Raphiden). An diese schliessen sich nun zahlreiche andere Bildungen der Monocotylen an, die kaum noch eine Aehnlichkeit mit Milchsaftgefässen haben; bei manchen Liliaceengattungen (Scilla, Ornithogalum, Muscari) bilden die Schlauchgefässe oft unterbrochene kürzere Zellenzüge, in den Zwiebeln selbst vereinzelte grössere Parenchymzellen, jenen durch ihren Gehalt an Raphiden ähnlich. Dass aber die raphidenhaltigen Zellen wirklich Zellfusionen bilden können, welche morphologisch den Milchsaftgefässen durchaus gleich sind, zeigen die Commelynaceen; hier treten in dem jungen Parenchym des Grundgewebes der Internodien und Blätter Zellreihen hervor, die sich frühzeitig durch ihren Gehalt an Raphiden vor der Umgebung auszeichnen, sie theilen sich nicht mehr, während ihre Nachbarn sich noch durch Querwände verkürzen, sie bleiben also länger als diese, und ihre Querwände werden bei dem Wachsthum des ganzen Organs, wobei die Zellen sich strecken, nach Hanstein aufgelöst. So entstehen aus den krystallhaltigen Zellreihen des Grundgewebes lange continuirliche Schläuche, erfüllt mit Raphiden von enormer Länge.

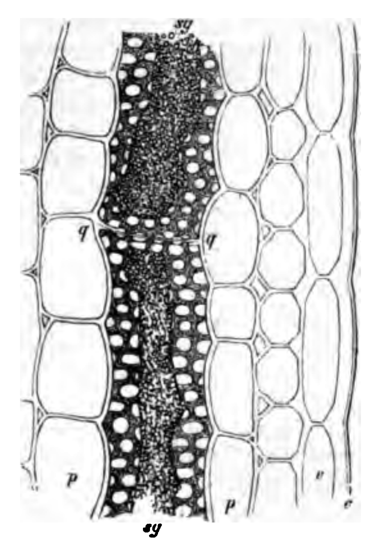


Fig. 95. Längsschnitt durch die Zwiebelschale von Allium Cepa; *e* die Epidermis, *c* Cuticula; *p* Parenchym; *sg* der in Kalilösung geronnene Milchsaft des Schlauchgefässes, dessen Querwand bei *q q*; die Längswand zeigt Tüpfelbildung, sie trennt das hier sichtbare Schlauchgefäss von einem dahinter liegenden.

b) Als Drüsen bezeichnet man einzelne Zellen oder Zellencomplexe, welche sich durch ihren Inhalt von dem umgebenden Gewebe auffallend unterscheiden, zumal dann, wenn sie riechende, stark schmeckende, farbige, ölige oder harzige Stoffe enthalten, welche im Stoffwechsel keine weitere Verwendung finden. Meist zeigen auch die Zellwände gewisse Abweichungen von denen der benachbarten Zellen oder sie betheiligen sich direct an der Bildung des Hohlraums und des ihn erfüllenden Secrets, indem sie sich auflösen. — Eine scharfe Grenze, besonders zwischen einzelligen Drüsen und einzelnen im Gewebe zerstreuten Zellen mit eigenthümlichem Inhalt (z. B. Gerbstoff, Krystallen), lässt sich kaum ziehen. Schärfer tritt das Eigenthümliche der Drüsen bei den zusammengesetzten hervor; bei ihnen pflegt sich der die Ausscheidungsproducte enthaltende Gewebekörper mit eigenartig ausgebildeten Gewebeschichten zu umgeben, durch welche sich das Ganze vom dem umliegenden Gewebe deutlich abgrenzt und individualisirt, während gewöhnlich das

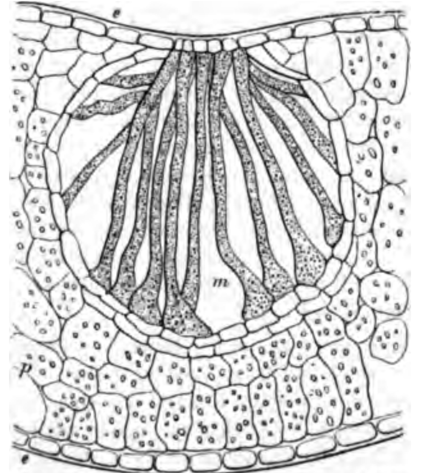


Fig. 96. Querschnitt des Blattes von Psoralea hirta; *e e* Epidermis; *p* chlorophyllhaltiges Parenchym, *m* der Milchsaftbehälter zusammen eine Drüse bildend. Nach Hildebrand l. c.

eigentliche, davon umgebene Drüsengewebe sich schliesslich auflöst und einen aus den Auflösungsproducten der Zellhäute und den zusammenfliessenden Zellinhalten erfüllten Hohlraum bildet. — Das Drüsenproduct kann sich im Innern der Drüse selbst ansammeln, wie das Campheröl in einzelnen Zellen des Blattparenchyms von Camphora officinarum, das Citronenöl in den Hohlräumen der grossen zusammengesetzten Drüsen in der Fruchtschale der Citrusarten, oder nach aussen entleert werden, wie die klebrige Absonderung der Epidermis am Stengel von Lychnis vicaria, der Zuckersaft vieler Nectarien und die Blastocolla der Leimzotten an vielen Laubknospen (s. unten).

Ihrer Lage nach lassen sich die Drüsen als innere, d. h. im Inneren der Gewebe liegende, und als oberflächliche classificiren, doch kommen auch zweifelhafte Fälle vor. In

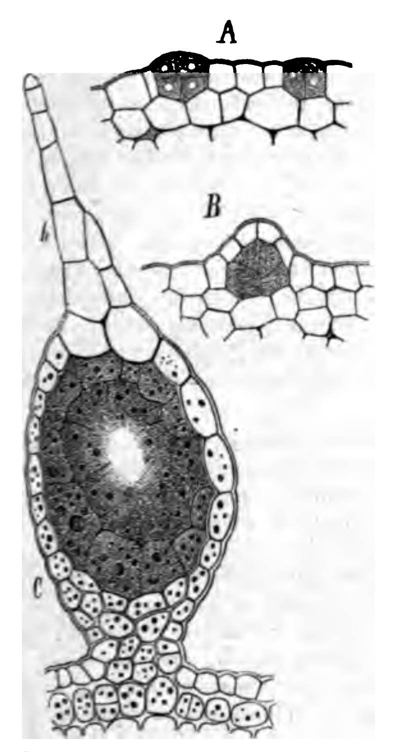


Fig. 96 b. Drüse mit Haar von Dictamnus Fraxinella nach Rauter. — *A*, *B* früher Entwicklungszustände; *C* die fertige Drüse mit dem Haar auf ihrem Scheitel.

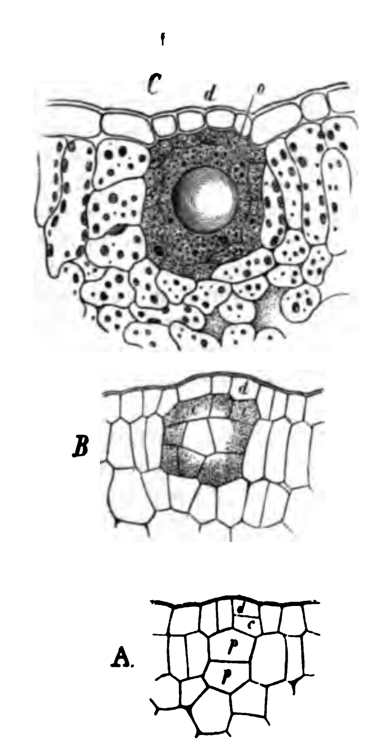


Fig. 96 c. Innere Druse von Dictamnus Fraxinella nach Rauter. — *A*, *B* frühe Entwicklungszustände, *C* fertige Drüse. — *d* Die Deckschicht, die sich als Fortsetzung der Epidermis ausbildet; *c* und *p* Mutterzellen des Drüsengewebes; *c* ein grosser Tropfen ätherischen Oels.

beiden Fallen kann die Druse aus einer einzelnen Zelle oder aus Zellengruppen bestehen. Innere einfache Drüsen sind z. B. die erwähnten Campherzellen, die Chrysophanbehälter der Rhabarber, die Gummizellen der Cacteen, Orchisknollen Salep und die krystallführenden Zellen, deren Innenraum neben grossen Krystallmassen schleimige Stoffe enthält (§ 11). — Innere zusammengesetzte Drüsen sind dagegen die Behälter ätherischen Oels in den Schalen der Citrusfrüchte, ferner die nur von der Epidermis überzogenen Drüsen an der Oberseite der Blätter von Dictamnus Fraxinella. Jene sind schon am jungen Fruchtknoten als rundliche Zellgruppen zu erkennen, deren Inhalt sich durch trübes Protoplasma und kleine Oeltropfen auszeichnet; bald quellen die Wände dieser Zellen auf, verflüssigen sich dann und lassen so einen umfangreichen, kugligen Raum entstehen, der mit Schleim und

darin suspendirten Tropfen ätherischen Oels erfüllt ist. Die den Hohlraum umgebenden Zellschichten bilden eine Hülle, die ihn von dem übrigen Gewebe scharf abgrenzt. Die Entstehung der inneren Drüsen von Dictamnus (Fig. 96 *c*) nimmt von nur zwei Zellen ihren Ausgang, deren eine der jungen Epidermis, die andere der nächsten Parenchymschicht angehört; jene liefert ihrerseits zwei Zellschichten, deren äussere (*d*) eine Fortsetzung der Epidermis bildet, während die innere (*c*) mit zur Bildung des Drüsengewebes beiträgt, das der Hauptmasse nach durch Theilungen der zweiten Drüsenmutterzelle entsteht (*pp*); die Hüllschicht der Drüse ist hier kaum ausgebildet, wie Fig. 96 *c*. *C* zeigt. Auf den Blüthenstielen, Bracteen und Kelchblättern derselben Pflanze finden sich grosse sitzende oder kurzgestielte Drüsen von ungefähr eirunder Gestalt, die auf ihrem Scheitel ein einfaches Haar tragen (Fig. 96 *b*). Sie entstehen, wie Rauter zeigt, aus je einer einzelnen Zelle der jungen Epidermis, die sich zunächst durch senkrechte, dann durch tangentiale Wände theilt (Fig. *A*); so werden zwei Schichten gebildet, deren äussere eine Fortsetzung der Epidermis darstellt, während die innere unter weiteren Theilungen das Drüsengewebe erzeugt (Fig. *B*); im weiteren Verlauf der Entwickelung wird nun der ganze Drüsenkörper über die Oberfläche des Organs gewissermassen hinausgedrängt (*C*), und indem sich schliesslich das secernirende Gewebe auflöst, entsteht eine von Schleim und ätherischen Oeltropfen erfüllte Höhlung, die nur von der Fortsetzung der Epidermis umgeben ist. Ob der Drüsenkörper als ein Theil des von ihm getragenen Haares zu betrachten ist, mag dahin gestellt bleiben; auch ist es zweifelhaft, ob man die Drüse als eine innere oder äussere bezeichnen soll. — Den Drüsen in ihrer Entstehung ähnlich sind die Gummigänge und Gummibeulen kranker Pflaumen; in ihnen fand Grigorieff vorwiegend den Weichbast der die Fruchtpulpa durchziehenden Fibrovasalstränge als Sitz der Gummibildung; die Zellwände lösen sich nach vorgängiger Quellung auf, wodurch unbestimmt begrenzte, mit Gummi erfüllte Höhlen entstehen, die ihren Inhalt zuweilen, bei gesteigerter Gummosis, durch das Fruchtfleisch nach aussen ergiessen.

Zu den oberflächlichen Drüsen sind vielleicht alle diejenigen zu rechnen, die ihr Secret unmittelbar nach aussen entleeren, wie die den Zuckersaft absondernden Zellgruppen vieler Nectarien, z. B. am Grunde der Blumenblätter von Fritillaria imperialis, und am Grunde des Fruchtknotens von Nicotiana. — Reich und in mannigfaltigen Formen vertreten sind die oberflächlichen Drüsen durch die Drüsenhaare, denen zahlreiche Blätter und Stengel ihr klebriges Anfühlen, viele Laubknospen ihre gummösen oder balsamischen Ueberzüge verdanken. Nicht selten sammeln sich riechende, klebrige Stoffe in den kugligen Endzellen oder Köpfchen einfacherer Drüsenhaare; in anderen Fällen tritt das riechende ölige Secret durch die Zellhaut hindurch und hebt die Cuticula blasenförmig ab, unter der es sich als klare Flüssigkeit ansammelt, während die es erzeugenden Zellen mehr oder minder schwinden, so bei Salvia, Cannabis, Humulus (letztere auf den Hüllblättern der weiblichen Blüthen). Einer sorgfältigen Arbeit Johannes Hanstein's [1]) verdanken wir die genaue Kenntniss der Drüsenhaare in den Laubknospen vieler Bäume, Stauden und Kräuter. Die Knospentheile sind durch eine gummiartige oder aus Gummischleim und Balsamtropfen gemischte Substanz verklebt, die er Blastocolla nennt, während er die Drüsenhaare, welche dieselben erzeugen, als Leimzotten (Colleteren) bezeichnet. Es sind diess vielzellige, kurzgestielte, aus einer Epidermiszelle entspringende Haare, die sich nach oben bandartig erweitern (Rumex), oder an einer Art Mittelrippe fächerförmig gestellte Zellen tragen (Cunonia, Coffea), oder auch sphärische oder keulige Köpfchen bilden (Ribes sanguineum, Syringa vulgaris); bei Platanus acerifolia sind es verzweigte Zellreihen, die an einzelnen rundlichen Endzellen drüsig werden. Die Colleteren erreichen ihre volle Ausbildung schon frühzeitig in der Knospe, wenn die Blattgebilde und Stengeltheile, aus denen sie entspringen, noch sehr jung

1) Ueber die Organe der Harz- und Schleimabsonderung in den Laubknospen: Botan. Zeitg. 1868 No. 43 ff. Man vergl. die sehr instructiven Abbildungen daselbst.

sind und aus kaum differenzirtem Gewebe bestehen: besonders sind es die Hüllschuppen der Knospen (Aesculus), die in der Entwickelung den Blättern selbst vorauseilenden Stipulae (Cunonia, Viola, Prunus), die Blattscheiden (der Polygoneen), die jungen Laubblätter selbst (Ribes, Syringa), welche die Schleimzotten tragen. Das Secret der letzteren ist bei den Polygoneen ein wässeriger Gummischleim, bei den anderen ist dieser mit Balsam- Harz-Tropfen gemengt. Der Gummischleim entsteht überall durch Verschleimung einer unter der Cuticula der Schleimzotte liegenden Membranschicht (Collagenschicht), deren Substanz bei Wasserzutritt aufquellend, die Cuticula stellenweise in Form kleiner Blasen (Rumex) auftreibt oder sie in continuo als eine grosse Blase von der Zotte abhebt; endlich wird die Cuticula gesprengt und der Schleim tritt frei hervor, um die Knospentheile zu überziehen; die unverletzte innere Zellhautschicht kann ihrerseits nochmals eine Cuticula bilden, unter der sich abermals eine Collagenschicht aussondert, um das Spiel zu wiederholen. Wo zugleich Balsam abgesondert wird, ist derselbe schon im Inhalt der Zottenzellen kenntlich; er erscheint aber ausserhalb der Zellhaut als tropfenähnliche Einlagerung in dem Gummischleim oder stellt auch die Hauptmasse des Secretes dar. — Nicht selten nimmt an diesen Vorgängen auch die junge Epidermis selbst zwischen den Colleteren Theil (Polygoneen, Cunonia) oder diese fehlen ganz und die Blastocolla wird ausschliesslich von der Epidermis erzeugt; so kommt z. B. der grünliche Balsam an den Knospenschuppen und Laubblättern der Pappeln zu Stande.

e) Die saftführenden Intercellulargänge[1]. Es wurde schon bei Fig. 66 erläutert, dass die »Harzgänge« Intercellularräume sind, entstanden durch das Auseinanderweichen von gewöhnlich vier Zellen; einen besonderen morphologischen Charakter gewinnen dieselben gewöhnlich noch dadurch, dass diese Zellen längere Zeit theilungsfähig bleiben und einem gemeinsamen Wachsthum folgend Gruppen darstellen, deren Anordnung von der der Umgebung wesentlich abweichen kann: auch die Ausbildung der Zellwände wird eine abweichende, wie zumal bei den Harzgängen im Holz der Coniferen hervortritt; hier sind die den Gang umschliessenden Zellen der Anlage nach den getüpfelten Tracheïden gleich; ihre Wände bleiben aber dünn, unverholzt, ihr Lumen erweitert sich, durch ihr Wachsthum wird ihre ursprüngliche Lagerung verwischt. — Der Inhalt der den Gang umschliessenden Zellen gleicht mehr oder weniger dem Inhalt des Ganges selbst, da ihn jene in diesen austreten lassen. Bei Helianthus und anderen Compositen ist es ein gelbes oder rothes intensiv riechendes Oel, bei den Umbelliferen ein Gemenge von Gummischleim mit öligen und harzigen Substanzen (Gummiharz), bei den Coniferen und Terebinthaceen ein klarer Balsam, der an der Luft zu festem Harz erhärtet.

Die Harzgänge verlaufen vorzugsweise geradlinig oder dem Lauf der Fibrovalstränge folgend: sie scheinen nur selten zu anastomosiren. Den einfacheren Milchsaftgefässen gleichen sie insofern, als auch sie continuirliche durch den ganzen Pflanzenkörper verlaufende Systeme bilden können. Wenn sie in dem aus dem Urmeristem hervorgehenden Parenchym der Rinde und des Markes auftreten, so stehen sie im Querschnitt des Stammes meist in ziemlich gleichen Abständen vertheilt, einen Kreis bildend: werden sie in Phloëm oder Xylem erzeugt, so können sie als Elemente dieser Systeme periodisch wiederkehrend, gewissermassen schichtenweise sich bilden, d. h. in concentrischen Kreisen auftreten, so z. B. im Holz von Pinus und im Phloëm von Coussonia.

Das Vorkommen dieser Gänge ist auf einzelne Formenkreise beschränkt; sehr ausgebildet treten sie auf bei den Coniferen und Cycadeen, den Terebinthaceen, Umbelliferen, Araliaceen und Compositen.

Wenn die Gänge in einem Gewebe liegen, welches ein lebhaftes Wachsthum im Querschnitt erfährt, so gewinnen sie nicht selten eine bedeutende Ausdehnung im Querschnitt,

---

[1] Müller in Jahrb. f. wiss. Bot. 1867. V. p. 387. — Thomas: Jahrb. f. wiss. Bot. IV. p. 48—60.

wie z. B. die in der primären Rinde und im Blatt von Pinus (Fig. 60 *h*), Cycas u. a. Ist gegen das Wachsthum des Gewebes im Querschnitt unbeträchtlich, wie im Holz von Pi so bleibt auch der zum Gang erweiterte Intercellularraum klein (Fig. 97 *B, C, g*); im M

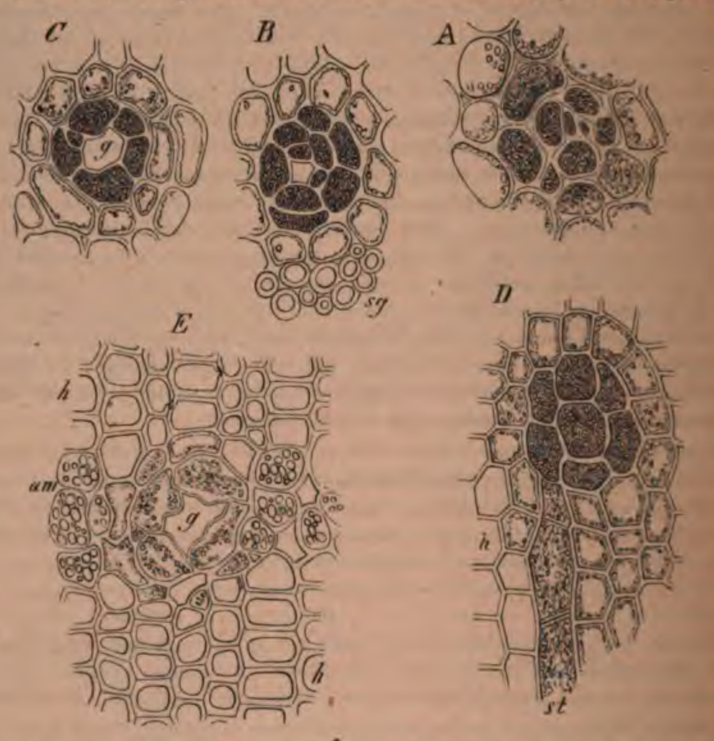


Fig. 97. Querschnitte von Harzgängen (*g*) an der Basis eines diessjährigen Zweiges von Pinus sylvestris (*A, B, C* im Umfang des Markes liegende Gänge (*sg* Spiralgefässe eines Fibrovasalstrangs); bei *A* ist es nicht Bildung eines Ganges gekommen, die zu seiner Bildung bestimmten Haarzellen sind aber da, ihre Wände weicht. — *D* Holzzellen (*h*) eine Gruppe von Harzzellen umfassend, die keinen Gang bilden (*st* ein Markstra *E* Holztheil einen Harzgang (*g*) enthaltend; neben diesem stärkeführenden Holzzellen (*am*), welche eine gential von einem Gang zum andern hinziehende Zone im Holze bilden.

diessjähriger Pinuszweige findet man sogar Zellgruppen, die nach Inhalt und Form den fassungszellen der Harzgänge gleichen, aber nicht aus einander weichen, also keinen G bilden, weil hier das bereits entstandene Holz eine nachträgliche Ausdehnung des Mar im Querschnitt hindert und somit der Spielraum fehlt, der zur Bildung des Intercellul raumes nöthig wäre (Fig. 97 *A, D*).

§ 19. **Das Urmeristem und die Scheitelzelle**[1]). Am fortwachse den Ende der Sprosse, Blätter, Wurzeln sind die bisher beschriebenen Form des Zellengewebes noch nicht vorhanden; hier findet sich vielmehr ein glei

1) Nägeli: die neueren Algensysteme. Neuenburg 1847. — Cramer in Pflanzenphys Untersuchungen. Zürich. Heft 3. p. 21. — Pringsheim: Jahrb. f. wiss. Bot. III. p. 48 Kny, ebenda. IV. p. 64. — Hanstein, ebenda. IV. p. 238. — Geyler, ebenda. IV. p. 48 Müller, ebenda. V. p. 247. — Rees, ebenda. VI. p. 209. — Nägeli u. Leitgeb in Beiträge wiss. Bot. Heft IV. München 1867. — J. Hanstein: die Scheitelzellgruppe im Vegetationsp der Phanerogamen (in der Festschrift der niederrh. Ges. f. Natur- u. Heilkunde. Bonn, Monatsübersicht derselben Gesellsch. 5. Juli 1869). — Hofmeister: bot. Zeitg. 1870. p. — Leitgeb: Sitzungsber. d. Wiener Akad. 1868 und 1869 und bot. Zeitg. 1871. No. 3 u. — Reinke in Hanstein's botan. Untersuchg. Bonn 1871. Heft III.

förmiges Gewebe, dessen Zellen sämmtlich theilungsfähig, protoplasmareich, dünnwandig und glattwandig sind und keine grobkörnigen Einschlüsse enthalten. Dieses Gewebe wird als Urmeristem bezeichnet: ein Meristem ist es, da alle Zellen theilungsfähig sind, als Urmeristem (besser wohl Protomeristem) ist es desshalb aufzufassen, weil es den Urzustand des Gewebes darstellt, aus welchem nach und nach durch verschiedene Ausbildung (Differenzirung) die verschiedenen Formen des Dauergewebes hervorgehen; ist die Pflanze überhaupt einfach gebaut, wie die Algen und Characeen, so sind auch die aus dem Urmeristem hervorgehenden Zellformen unter sich nur wenig verschieden: gehört die Pflanze einem höheren Typus an, wie Gefässkryptogamen und Phanerogamen, so entstehen aus dem gleichförmigen, indifferenten Urmeristem weiter rückwärts vom fortwachsenden Scheitel zunächst Gewebeschichten von verschiedenem Charakter, die den beschriebenen Systemen entsprechen und innerhalb deren durch weitere Ausbildung ihrer Zellen (noch weiter vom Urmeristem entfernt) endlich die verschiedenen Zellformen des Haut- und Grundgewebes sowie der Fibrovasalstränge entstehen. Die Differenzirung macht sich so allmählich geltend und in verschiedenen Schichten des Gewebes in so verschiedener Zeit, dass dadurch jede bestimmte Begrenzung des Urmeristems nach unten hin (rückwärts vom Scheitel) unmöglich wird. — Während nun bei dem fortschreitenden Wachsthum am Ende der Sprosse, Blätter und Wurzeln die weiter rückwärts liegenden Portionen des Urmeristems sich allmählich in Dauergewebe umwandeln, regenerirt sich das Urmeristem immer wieder durch Entstehung neuer Zellen dicht am Scheitel; doch können auch ganze Organe, deren Spitzenwachsthum bald erlischt, anfangs ganz aus Urmeristem bestehen, welches schliesslich ganz und gar in Dauergewebe übergeht, so dass kein Urmeristem übrig bleibt; wofür die Ausbildung der Moosfrucht, der Farnsporangien und selbst die Ausbildung der meisten Blätter und der Phanerogamenfrüchte Beispiele liefern.

Bei einem in dauerndem Spitzenwachsthum begriffenen Organ nennt man den noch ganz aus Urmeristem bestehenden Endtheil den »Vegetationspunkt«: nicht selten (aber keineswegs immer) ist er als conische Verlängerung vorgeschoben und wird in diesem Falle als »Vegetationskegel« bezeichnet.

Die Entstehung und Regeneration des Urmeristems geht von den am Scheitel des Vegetationspunktes liegenden Zellen aus, und zwar treten in der Art und Weise, wie diess geschieht, zwei extreme Fälle, die aber durch Uebergänge vermittelt sind, hervor. In dem einen Falle nämlich, der bei den Kryptogamen allgemein, wenn auch nicht ausnahmslos realisirt ist, lassen sich s ä m m t l i c h e Zellen des Urmeristems auf eine einzige Urmutterzelle ihrer Abstammung nach zurückführen; sie liegt am Scheitel des Vegetationspunktes und wird als S c h e i t e l z e l l e bezeichnet; bei einigen Kryptogamen und den Phanerogamen ist dagegen eine Scheitelzelle von dieser Bedeutung nicht vorhanden; selbst wenn am Scheitel eine einzige Zelle liegt, ist sie hier nicht wie bei jenen durch hervorragende Grösse ausgezeichnet und, was wichtiger ist, sie lässt sich nicht als einzige Urmutterzelle aller Zellen des Urmeristems, höchstens als solche einer bestimmten Schicht erkennen. Man hat also Vegetationspunkte mit und solche ohne Scheitelzelle.

a) V e g e t a t i o n s p u n k t e m i t S c h e i t e l z e l l e. Die Bildung des Urmeristems aus der Scheitelzelle kann, wie nachher gezeigt werden soll, in verschiedener Weise eingeleitet werden; allgemein ist aber, dass die Scheitelzelle sich in

rhythmischen Wiederholungen in je zwei ungleiche Tochterzellen theilt. Eine der beiden Tochterzellen bleibt von vorn herein der Mutterzelle (Scheitelzelle) ähnlich und nimmt den Scheitel ein; sie regenerirt sich durch Wachsthum alsbald so, dass sie der früheren Scheitelzelle auch an Grösse gleich wird und theilt sich dann abermals u. s. f. Durch dieses Verhalten wird der Schein erregt, als ob die Scheitelzelle immer ungestört dieselbe bliebe, und diess wird im Sprachgebrauch auch so angenommen, obgleich die jedesmal vorhandene Scheitelzelle nur die eine Tochterzelle der vorhergehenden Scheitelzelle ist. Die andere Tochterzelle erscheint dagegen von vorn herein als ein von der Scheitelzelle hinten oder seitwärts abgeschnittenes Stück, gewöhnlich in Form einer Scheibe oder eckigen Tafel und wird daher Segment[1] genannt. Das Segment seinerseits kann nun im einfachsten Fall ungetheilt bleiben, alsdann erscheint das ganze Gewebe, welches aus der Scheitelzelle hervorgeht, in Form eines einfachen Zellenfadens, einer Zellenreihe, wie bei manchen Algen, Pilzfäden und Haaren. Gewöhnlich aber theilt sich auch das Segment wieder in zwei Zellen, von denen jede ihrerseits abermals in zwei zerfällt, was sich in den Tochterzellen meist mehrfach wiederholt, bis aus dem Segment ein mehr oder minder reichhaltiges Gewebestück hervorgegangen ist; aus solchen Gewebestücken besteht nun das Urmeristem. Einen sehr einfachen Fall dieser Art zeigt Fig. 98, wo die hier sehr grosse Scheitelzelle *s* geradeaus fortwachsend über ihrer Basis durch Querwände I^a, I^b getheilt wird und so die

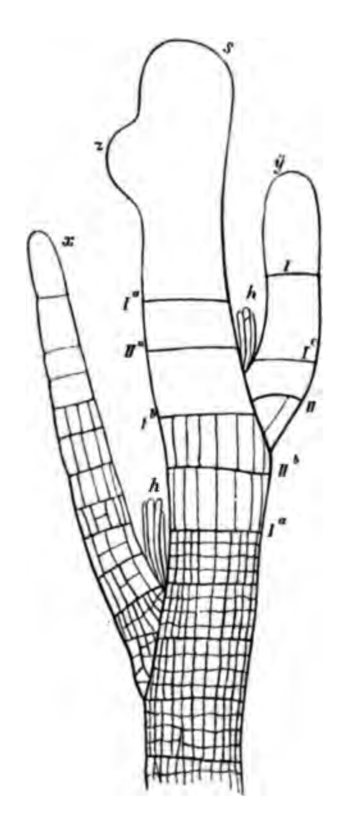


Fig. 98. Ein Ast des Thalloms von Stypocaulon scoparium mit zwei Zweigen *x* und *y* und der Anlage eines dritten Zweiges *z* (nach Geyler); sämmtliche Linien bedeuten Zellwände.

über einander in einer Reihe liegenden Segmente bildet; jedes dieser letzteren zerfällt aber alsbald wieder durch eine Querwand II^b, II^a in zwei scheibenförmige

1) Die Wandstücke, welche eine Segmentzelle umschliessen, sind von verschiedener Art und Entstehung und verhalten sich bei dem ferneren Wachsthum verschieden. Jedes Segment besitzt zwei Wände, die ursprünglich Theilungswände der Scheitelzelle waren; sie sind gewöhnlich parallel mit einander und heissen die »Hauptwände« des Segments; die ältere derselben ist der Basis, die jüngere dem Scheitel des Organs zugekehrt. Ein anderes Wandstück des Segments ist Theil der Aussenwand der Scheitelzelle: sie kann als »Aussenwand« des Segmentes bezeichnet werden. Wo die Segmente als Querscheiben einer Scheitelzelle entstehen, wie bei Stypocaulon und den Charen, da ist eine ringförmige Aussenwand vorhanden; bei zwei- und dreiseitiger Segmentirung wird das Verhalten sehr complicirt; hier haben die Segmente neben den beiden Hauptwänden und der Aussenwand noch Seitenwände, die sich innen und unten schiefwinkelig schneiden. Die Seitenwände sind Stücke der Hauptwände älterer benachbarter Segmente, die jedesmal durch die jüngste Scheidewand der Scheitelzelle, die zugleich die jüngste Hauptwand ist, abgegrenzt werden.

Zellen, und in jeder derselben entstehen nun durch senkrechte, später horizontale Wände zahlreiche kleine Zellen, wie weiter rückwärts vom Scheitel der Figur zu sehen ist, und man erkennt deutlich, wie sich der ganze Thalluszweig aus Gewebestücken aufbaut, deren jedes aus einem Segment entsteht. Ebenso ist es an den Seitenzweigen *x* und *y*, die hier ursprünglich aus seitlichen Ausstülpungen der Scheitelzelle entstehen. — Diese Vorgänge sind bei Stypocaulon ungemein übersichtlich, einerseits weil hier nur eine Reihe von über einander liegenden Segmenten entsteht, und andererseits weil die Segmente selbst sich in Gewebestücke umwandeln, ohne dabei zugleich zu wachsen, wie es sonst gewöhnlich der Fall ist; und eben durch das Wachsthum der Segmente treten oft Verzerrungen ein, welche die Einsicht in die Theilungsvorgänge erschweren. —

Fig. 99 und 100 zeigt uns einen Fall, wo die Scheitelzelle abwechselnd nach rechts und links durch schiefe Wände so getheilt wird, dass zwei Reihen von Segmenten entstehen, die mit ihren inneren, hinteren Seiten zickzackartig in einander greifen, nach vorn aber von einander abstehen; in dem Winkel, den die beiden letzten, jüngsten Segmente einschliessen, liegt die Scheitelzelle *s*. — Fig. 99 zeigt das Ende eines in Gabeltheilung begriffenen Sprosses von Metzgeria furcata; jeder Gabelzweig endigt in eine Scheitelzelle *s*: die Segmente und die daraus hervorgegangenen Gewebemassen sind hier in der Flächenansicht des flachen, bandförmigen Sprosses so gezeichnet, wie sie sich unter dem Mikroskop unmittelbar dem Auge darstellen: aus dem Verlaufe der Zellwände und der entsprechenden Gruppirung der Zellen in der Umgebung der Scheitelzelle lässt sich aber das Schema der Fig. 100 *A* ableiten, in welchem die durch das Wachsthum bewirkten Verzerrungen der Zellwände beseitigt und somit die genetischen Verhältnisse klarer gestellt sind. — Zur weiteren Orientirung ist Fig. 100 *B* beigegeben, welche ebenfalls in schematischer Vereinfachung den Längsschnitt der Scheitelregion, senkrecht auf die breite Fläche des bandförmigen Sprosses darstellt; dieser Längsschnitt halbirt hinter der Scheitelzelle den Mittelnerven (Fig. 99 *nn*), der aus mehreren Zellschichten besteht, während die seitlichen Ausbreitungen des Sprosses nur eine Zellschicht dick sind. — Die Entstehung des Gewebes erhellt nun aus der schematischen Fig. 100 *A* und *B*, wenn man zunächst beachtet, dass die mit *m*, *n*, *o*, *p*, *q* bezeichneten Flächenstücke die in derselben Ordnung successive entstandenen Segmente der Scheitelzelle *s* sind, so dass *m* das älteste, *q* das jüngste Segment darstellt. Von jedem Segment wird nun zuerst durch eine zur Sprossaxe schiefe Wand ein hinteres kleineres Stück abgeschnitten; aus der Zickzackreihe dieser inneren Abschnitte entsteht der Mittelnerv des Sprosses, der eine Dicke von mehreren Zellschichten erreicht, indem jeder Abschnitt zunächst durch eine der Fläche des Sprosses parallele Wand in zwei auf einander liegende Zellen zerfällt, deren jede ihrerseits abermals sich ebenso theilt, worauf in den oberen und unteren so gebildeten Zellen auch Theilungen senkrecht zur Sprossenfläche auftreten (Fig. 100 *B*); so wird an dem Mittelnerven eine äussere (Ober- und Unterseite überziehende) kleinzellige Schicht angelegt, die einen inneren aus längeren Zellen bestehenden Strang umkleidet. — Während nun die hinteren Abschnitte der Segmente das Gewebe des Nerven erzeugen, geht aus den vorderen Abschnitten derselben, die dem Rand des Sprosses zugekehrt sind, das Gewebe der flachen Seitentheile (Fig. 99 *ff*) hervor, das nur eine Zellschicht dick ist, indem hier keine Theilung parallel der Fläche des Sprosses auftritt;

alle Theilungen in diesen Randabschnitten der Segmente sind vielmehr senkrecht auf der Sprossfläche und werden dadurch eingeleitet, dass der Randabschnitt zunächst in zwei neben einander liegende Zellen zerfällt (vergl. *o* in *A*), deren jede nun durch wiederholte Zweitheilung mehrere kürzere Zellen bildet, die je nach der Ueppigkeit der Vegetation des betreffenden Sprosses noch weitere Theilungen

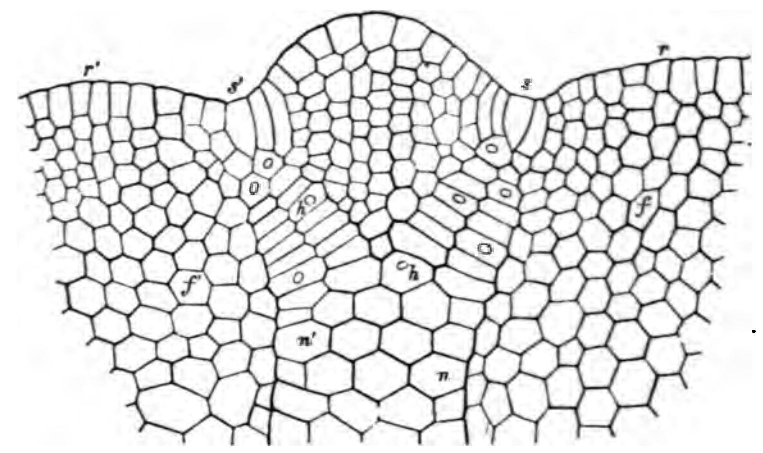


Fig. [illegible]. Scheitelregion eines in dichotomischer Verzweigung begriffenen Sprosses von Metzgeria furcata, von der Fläche gesehen; nach Kny. — Die Sprossen bestehen aus einer einzigen Zellschicht *ff*, die aber von einer Mittelrippe *n*, *n* durchzogen wird, welche drei bis sechs Zellschichten dick ist.

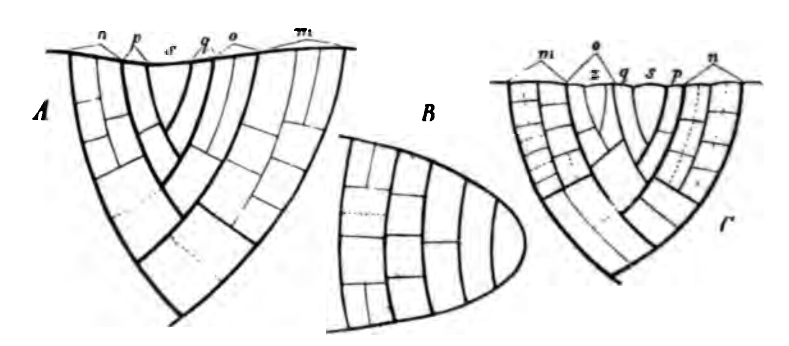


Fig. [illegible] Darstellung der Segmentirung der Scheitelzelle und der ersten Theilungen in den Segmenten [illegible] nach Kny. *A* Scheitel von der Fläche gesehen, *B* derselbe im senkrechten Längsschnitt; [illegible] Scheitel; im drittjüngsten Segment entsteht eine neue Scheitelzelle.

erfahren [illegible] Ueberhaupt sind nur die ersten Theilungen der Segmente constant der [illegible] Verlauf der Zellenvermehrung ist nach den eingehenden Untersuchungen [illegible] Schwankungen unterworfen. — Indem das aus den Randabschnitten [illegible] hervorgehende Gewebe sich wachsend hervordrängt, kommt die Scheitelzelle [illegible] jüngsten Segmenten in eine Einbuchtung des Sprossumrisses zu liegen [illegible] hat hier somit ein einfaches Beispiel von der Einsenkung des Vegetationspunktes [illegible] das ihn umwuchernde Gewebe, was bei Fucaceen, Farnen und Phanerogamen oft in viel höherem Grade geschieht. — Die Differenzirung des Gewebes, aus dem der Spross von Metzgeria furcata sich aufbaut,

erreicht keinen hohen Grad; die fertigen Zellen des Randes und des Mittelnerven sind nur wenig verschieden von einander; erwähnt zu werden verdient aber, dass diese Differenzirung schon sehr früh, selbst durch die erste Theilung der Segmente eingeleitet wird, so dass sich das Randgewebe und die jüngste Fortsetzung der Mittelnerven bis dicht zur Scheitelzelle hin verfolgen lässt. — Unsere Fig. 100 *C* giebt endlich noch Gelegenheit, die Entstehung einer neuen Scheitelzelle aus einer Zelle des Meristems kennen zu lernen, ein Fall, der bei Moosen und höheren Kryptogamen oft genug eintritt, während uns das Thallom von Stypocaulon Fig. 98 zeigte, wie die Scheitelzelle des Seitenzweiges dort unmittelbar aus der Scheitelzelle des Hauptprocesses als seitliche Ausstülpung, die dann durch eine Wand abgeschnitten wird, hervorwächst. Bei Metzgeria furcata scheint, wie aus den Angaben von Hofmeister, Kny und Müller hervorgeht, die Entstehung einer neuen Scheitelzelle in verschiedener Weise eingeleitet werden zu können; Fig. 100 *C* zeigt den von Kny beschriebenen Fall: im drittjüngsten Segment *o*, welches aus der Scheitelzelle *s* hervorgegangen, hat zunächst die gewöhnliche erste Theilung in eine Nervenmutterzelle und in einen Randabschnitt stattgefunden; der letztere ist dann in zwei neben einander liegende Zellen zerfallen, wie gewöhnlich; die neue Scheitelzelle aber constituirt sich dadurch, dass nun in einer dieser Randzellen zweiten Grades eine gebogene Wand auftritt, die sich hinten an die vorige ansetzt und so ein keilförmiges Stück *z* herausschneidet, das seinerseits fortan als Scheitelzelle eines neuen Sprosses fungirt (wir werden noch im III. Cap. auf diesen Fall einer unechten Dichotomie zurückkommen).

Bei den Schachtelhalmen und vielen Farnen endigt die Sprossaxe in einer verhältnissmässig sehr grossen Scheitelzelle, welche von vier Wandstücken begrenzt wird: einer äusseren, den Scheitel überwölbenden, sphärisch dreiseitigen, frei liegenden Wand und drei schief nach unten und innen convergirenden Wänden, die zugleich die oberen Hauptwände der jüngsten Segmente darstellen (Fig. 101 *A*, *D*); die Scheitelzelle hat also die Form eines Kugelausschnittes oder einer dreiseitigen Pyramide mit sphärischer, nach oben gekehrter Grundfläche. Die drei ebenen Hauptwände der Scheitelzelle sind von verschiedenem Alter, eine ist immer die älteste, eine ist jünger, und die dritte die jüngste. Parallel der ältesten tritt nun in der Scheitelzelle die nächste Theilungswand auf, es wird ein Segment gebildet, welches von zwei dreiseitigen Hauptwänden, einer gewölbten Aussenwand und zwei ungefähr oblongen Seitenwänden [1]) begrenzt ist; sodann erfolgt, nachdem die Scheitelzelle zur ursprünglichen Grösse herangewachsen ist, eine zweite Theilung parallel ihrer nächst jüngeren Hauptwand, worauf nach abermaliger Regeneration der Scheitelzelle eine Theilung parallel der jüngsten Hauptwand erfolgt; es sind nun drei Segmente gebildet, welche ungefähr wie die Stufen einer Wendeltreppe gestellt sind; jedes liegt einer Hauptwand der Scheitelzelle an und in dieser Weise wiederholen sich die Theilungen; da jedes der Segmente ein Drittel des Umgangs der Wendeltreppe einnimmt, so kommen sämmtliche Segmente, aus denen der Stamm sich aufbaut, in drei gerade Reihen parallel der Axe zu liegen, deren jede ein Drittel des Stammquerschnittes einnimmt. In Fig. 101 *B* und *C* sind die Segmente nach ihrer Entstehungsfolge

1) Diese Seitenwände sind Stücke der Hauptwände vorhergehender benachbarter Segmente, wie *B* und *C* erkennen lässt.

mit *I*, *II*, *III* u. s. w. numerirt und so dargestellt, wie sie erscheinen, wenn man den Stammscheitel von oben und aussen (nicht im Querschnitt) betrachtet, oder so, wie wenn man die gewölbte Scheitelfläche abgenommen und plan ausgebreitet hätte. Verfolgt man die Segmente nach ihren Ordnungszahlen und denkt man sich den dabei beschriebenen Weg durch eine continuirliche Linie bezeichnet, so erhält man eine Spirale, die aber in Wirklichkeit eine aufsteigende Schraubenlinie ist, weil jedes jüngere Segment höher liegt, wie Fig. 101 *D* zeigt, wo aber nur

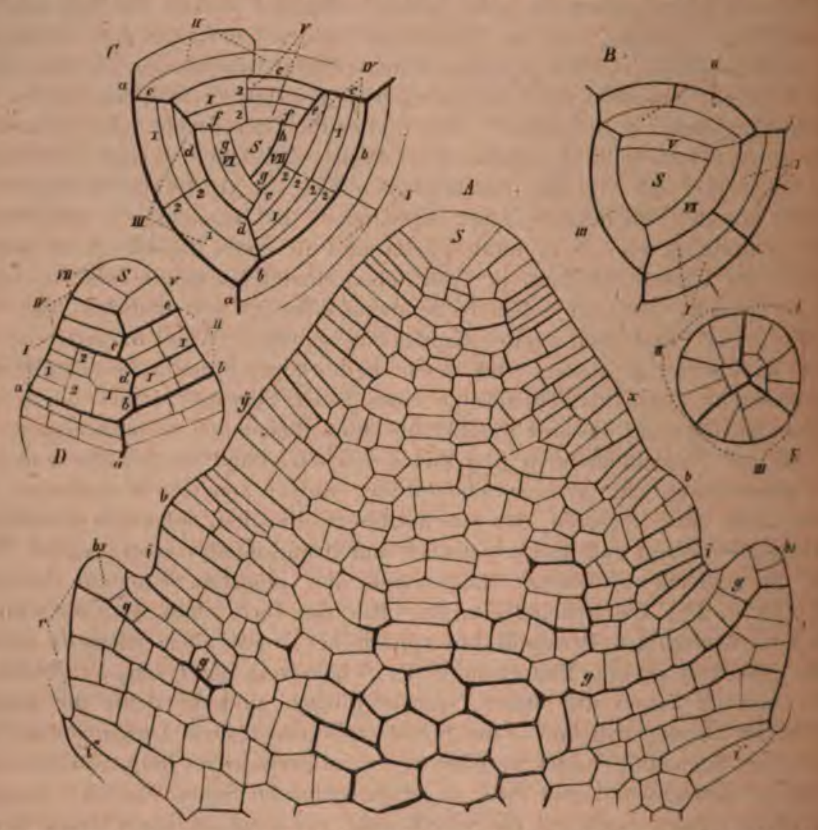


Fig. 101. Scheitelregion des Stammes von Equiseten; *A* Längsschnitt einer unterirdischen sehr kräftigen Knospe von E. Telmateja im September (550); *B* Ansicht des Scheitels von oben (beides nach der Natur). — *C D E* von Equis. arvense nach Cramer; *C* schematischer Grundriss der Scheitelzelle und der jüngsten Segmente; *D* Aussenansicht einer schmächtigen Stammspitze; *E* Querschnitt durch diese bei *I* in *D* geführt. — *S* ist überall die Scheitelzelle, *I*, *II*, *III* . . . die Segmente; 1, 2, 3 . . . die Theilungswände in den Segmenten in der Entstehungsfolge bezeichnet; *x*, *y*, *b*, *bs* in *A* sind die jüngsten Blattanlagen.

zwei Segmentreihen von aussen zu sehen sind. — Die Gewebebildung beginnt nun damit, dass jedes Segment bald nach seiner Entstehung in zwei gleiche Tafeln zerlegt wird, indem eine den Hauptwänden parallele Halbirungswand auftritt; sie ist mit 1, 1 in *B*, *C*, *D* bezeichnet. Da nun in jeder dieser beiden auf einander liegenden Segmenthälften die weiteren Vorgänge fast genau dieselben sind, so brauchen wir nur je eine Hälfte in's Auge zu fassen. Jede Segmenthälfte wird zunächst durch eine senkrechte, gebogene Wand getheilt, die sich innen an eine Seitenwand, aussen an die Mitte der Aussenwand des Segments ansetzt; da nun

drei Segmente einen Stammquerschnitt einnehmen und auf diese Art jede Segmenthälfte in zwei Zellen zerfällt, so erscheint der Stammquerschnitt nunmehr aus sechs Zellen oder Sextanten zusammengesetzt, deren Wände ungefähr radial gestellt, einen sechsstrahligen Stern bilden, wie der Querschnitt Fig. 101 *E* zeigt; die Wände, durch welche diese Theilung bewirkt wird, heissen daher Sextantenwände, sie sind in *C* und *D* mit der Ziffer 2 bezeichnet. Die Sextantenzellen zerfallen ferner durch senkrechte Wände in eine äussere grössere und eine innere kleinere Zelle (Fig. 101 *E*); es wird so der Grund gelegt zu den zwei Gewebeschichten, in welche sich das Urmeristem sondert, nämlich in eine äussere und eine innere, die in Fig. 101 *A* deutlich hervortreten; in der äusseren Schicht wiegen anfangs die Theilungen parallel den Hauptwänden und in senkrecht radialer Richtung vor, in der inneren Schicht sind die Theilungen weniger häufig und so, dass die Zellen mehr isodiametrisch werden. Diese innere, aus den inneren Abschnitten der Sextanten entstehende Gewebemasse ist das Mark, das bei der Ausbildung des Stammes zerreisst, vertrocknet und so die Hohlheit desselben bedingt; aus der äusseren Gewebeschicht des Urmeristems entsteht weiter abwärts die Rinde, das System der Fibrovasalstränge und später die Epidermis [1]. — Auch die äussere Gliederung des Schachtelhalms wird durch die äussere Schicht des Urmeristems bewirkt, wie schon Fig. 101 *A* zeigt, wo die Protuberanzen *x*, *y*, *b*, *bs* die Blattanlagen darstellen, Verhältnisse, auf die ich übrigens später noch zurückkomme. Hier sei nur noch erwähnt, dass je drei consecutive Segmente schon frühzeitig eine geringe verticale Verschiebung der Art erfahren, dass sie wenigstens mit ihren Aussenflächen in einen Quergürtel zu liegen kommen, der sich dann wallartig herauswölbt und einer Blattscheide den Ursprung giebt.

Als ein letztes Beispiel für die Bildung des Urmeristems aus einer Scheitelzelle betrachten wir nun noch die Vorgänge am fortwachsenden Ende einer Farnkrautwurzel, mit welcher übrigens die meisten Kryptogamenwurzeln in der Hauptsache übereinkommen. Fig. 102 *A* zeigt den axilen Längsschnitt durch eine Farnwurzel, mit der Spitze aufwärts gekehrt; aus der Scheitelzelle *v* entsteht nicht bloss das Gewebe des Wurzelkörpers (*o*, *c*), sondern auch die Wurzelhaube, *k*, *l*, *m*, *n*, eine Gewebemasse, welche helmartig den Vegetationspunkt jeder Wurzel bedeckt. Hier gleicht die Scheitelzelle derjenigen des Stammes der Equiseten und vieler andern Kryptogamenstämme, insofern sie einen dreiseitig pyramidalen Kugelausschnitt darstellt; diese Form ist aus der Vergleichung unseres Längsschnittes *A* mit dem Querschnitt *B* (*o*) hinreichend zu erkennen. Auch hier bilden sich durch successive Theilungen der Scheitelzelle drei gerade Reihen von Segmenten, die ihrer Altersfolge entsprechend in Fig. *B* mit I, II, III, u. s. w. numerirt sind; auch hier beschreibt man eine Spirale, wenn man die Mittelpunkte der consecutiven Segmente durch eine Linie verbindet. Der grosse Unterschied zwischen der Kryptogamenwurzel und dem Scheitel des fortwachsenden Kryptogamenstammes liegt aber zunächst darin, dass hier die Scheitelzelle nicht nur diese Segmente erzeugt, die als Bausteine des Wurzelkörpers selbst dienen [2], sondern noch andere Segmente, welche die Wurzelhaube aufbauen. Diese letzteren werden durch Querwände von der Scheitelzelle so abgeschnitten, dass sie

---

1) Vergl. im II. Buch: Klasse der Schachtelhalme und Gewebebildung derselben.
2) Sie sind im Längsschnitt *A* durch dickere Linien umgrenzt.

diese wie eine Kappe bedecken; jedes solche zur Wurzelhaube gehörige Segment wird daher einfach als Kappenzelle bezeichnet. Nach den Untersuchungen Nägeli's und Leitgeb's scheint es Regel, dass jedesmal, wenn drei Segmente (für den Wurzelkörper) gebildet worden sind, eine neue Kappenzelle entsteht, ohne dass indessen diese Regel streng festgehalten wird.

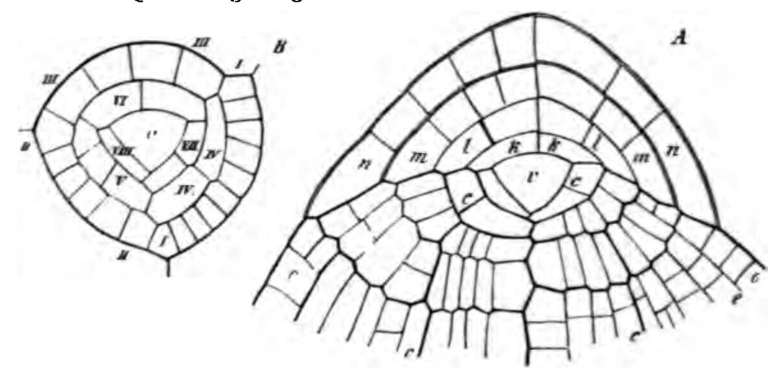


Fig. 102. Scheitelregion von Farnwurzeln: *A* Längsschnitt durch das Wurzelende von Pteris hastata; *B* Querschnitt durch die Scheitelzelle und umliegenden Segmente der Wurzel von Asplenium filix femina (nach Nägeli und Leitgeb).

Die Kappenzelle wächst rasch in die Breite, wodurch ihre im Querschnitt ursprünglich sphärisch dreieckige Form bald in die eines Kreises übergeht. Gleichzeitig theilt sie sich durch eine auf ihrer Grundfläche senkrechte, also der Wurzelaxe parallele Wand in zwei gleiche Hälften, in deren jeder nun abermals eine auf der vorigen senkrechte Längswand auftritt, wodurch vier, im Grundriss quadrantische Zellen entstehen. Jeder Quadrant zerfällt dann abermals in zwei Zellen (Octanten), deren weitere Theilungen nun bei verschiedenen Arten nicht mehr völlig übereinstimmen. In den auf einander folgenden Kappen sind die Quadranten nicht gleich gerichtet, sondern alternirend, d. h. die Quadrantenwände der einen Kappe weichen von denen der vorhergehenden und folgenden um 45° ab.

Das Längenwachsthum des Wurzelkörpers, insoweit es durch Theilungen der Scheitelzelle vermittelt wird, geht, wie schon angedeutet, in der Weise vor sich, dass die in spiraliger Folge auftretenden Scheidewände der Reihe nach den Seitenflächen der Scheitelzelle parallel sind. Jede Segmentzelle wird, wie am Scheitel des Equisetenstammes, durch fünf Flächenstücke begrenzt; zwei Hauptwände von dreieckiger Form, zwei oblonge Seitenwände und durch eine etwas convexe Aussenwand, auf welcher eine Wurzelkappe aufliegt. — Die erste in jeder Segmentzelle auftretende Wand steht senkrecht auf den Hauptwänden, sie ist auf die ganze Wurzel bezogen eine radiale Längswand. Es entstehen dadurch zwei neben einander liegende Zellen, die an Form und Grösse ungleich sind, indem die Scheidewand sich innen an eine Seitenwand, aussen an die Mitte der Aussenwand anlegt. Auf diese Weise wird der anfangs von drei Segmentzellen eingenommene Querschnitt der Wurzel in sechs Zellen oder Sextanten zerlegt (man vergl. oben die Vorgänge im Equisetenstamm); drei dieser Sextanten reichen bis in die Mitte des Querschnittes, drei damit alternirende aber nicht. Die Sextantenwände sind in Fig. 102 *B* in den den Segmenten IV, V, VI, VII als Halbirungslinien der Aussen-

wände zu sehen, in einem tiefer genommenen Querschnitt würden sie mit den drei Seitenwänden dreier Segmente zusammen einen sechsstrahligen Stern bilden, ähnlich wie in Fig. 101 *E* (man vergl. II. Buch, Equiseten, Wurzelschema). Jede Sextantenzelle wird nun ferner zunächst durch eine der Wurzeloberfläche parallele Wand in eine Innen- und eine Aussenzelle getheilt; der Wurzelquerschnitt lässt in diesem Stadium (d. h. im entsprechenden Querschnitt unter der Spitze) also zwölf Zellen erkennen, deren sechs äussere eine peripherische Schicht, deren sechs innere einen centralen Körper bilden. Unser Längsschnitt 102 *A* zeigt die betreffende Wand bei *cc*, und man erkennt, wie dadurch die Masse des Wurzelkörpers in eine äussere Schicht *oc* und einen inneren dicken Strang *cccc* zerlegt wird. Aus jener entsteht durch weitere Theilungen ein Gewebe, das sich weiter rückwärts in Epidermis *o* und Rinde (zwischen *o* und *c*) differenzirt; der axile Strang *cccc* dagegen, der aus den ferneren Längstheilungen der inneren Abschnitte der Sextanten hervorgeht, bildet den Procambiumcylinder der Wurzel, in welchem die Gefässstränge entstehen. Auch hier wird also schon durch die ersten Theilungen der jüngsten Segmente die erste Scheidung der späteren Gewebemassen bewirkt, eine Vergleichung der entsprechenden Vorgänge im Equisetenstamm ergiebt aber, dass die aus den centralen Stücken des Sextanten hervorgehende Gewebemasse eine ganz andere Bedeutung hat als dort, und ebenso ist es mit der peripherischen Schicht. Genaueres über die Entstehung der Gewebeformen der Wurzel aus diesen Theilen des Urmeristems wird bei der Behandlung der Farne und Equiseten beigebracht werden.

Zum Schluss mag noch die Bemerkung Platz finden, dass die Segmente der Scheitelzelle, wo sie zweireihig oder dreireihig entstehen, anfangs eine zur idealen Axe des Organs schiefe Lage haben, einen nach der Scheitelzelle hin offenen Winkel einschliessen; in Folge des Wachsthums aber ändert sich gewöhnlich die Lage der Segmente derartig, dass sie nach und nach mehr quer zu liegen kommen und endlich, in einer gewissen Entfernung von der Scheitelzelle, die Hauptwände rechtwinkelig zur Axe des Organs liegen. Es tritt dieses Verhalten bei den Fig. 101 und 102 nur unmerklich hervor, ist aber in den noch später beizubringenden Beispielen (z. B. Fig. 142) mehrfach deutlich zu sehen.

b) Vegetationspunkte ohne Scheitelzelle finden sich bei den Phanerogamen allgemein; die Scheitelregion fortwachsender Sprosse, Blätter und Wurzeln besteht hier aus einem Urmeristem, dessen Zellen im Verhältniss zum Umfang des ganzen Vegetationspunktes sehr klein und sehr zahlreich sind. Es ist bisher nicht gelungen, den Nachweis zu führen, dass auch nur die dem Scheitel nächsten Zellen sich auf eine einzige Urmutterzelle zurückführen lassen, obgleich unzweifelhaft zuweilen eine am Scheitel liegende Zelle durch etwas bedeutendere Grösse und durch ihre Umrisse sich auszeichnet. Zumal zeigt die Scheitelfläche von oben gesehen bei manchen Sprossen eine Anordnung der oberflächlichen Zellreihen, die gewissermassen auf diese eine Zelle als auf ihre gemeinsame Urmutterzelle hinweist; aber selbst wenn sie diess wäre, was keineswegs erwiesen ist, so ist es doch andererseits durchaus unmöglich, auch die inneren Zellschichten mit Evidenz auf diese Zelle genetisch zu beziehen, und gerade darin liegt die eigenthümliche Bedeutung der Scheitelzelle der Kryptogamen, dass alle Zellen des Urmeristems sich mit Evidenz als Nachkommen verschiedenen Grades aus ihr ableiten lassen.

Sowie aber bei den Kryptogamen schon durch die ersten Theilungen der Segmentzellen gewisse Schichtungen des Urmeristems vorbereitet werden, die weiter rückwärts vom Scheitel in die differenzirten Gewebesysteme übergehen, so macht sich auch bei den Phanerogamen schon frühzeitig im Urmeristem der Vegetationspunkte eine bestimmte Lagerung der Zellen geltend, derart, dass die einzelnen Schichten des Urmeristems weiter rückwärts verfolgt, in genetische Beziehung zu dem Hautgewebe, der Rinde, den Fibrovasalsträngen treten, sich als erste Anlagen derselben erkennen lassen; die äusseren Schichten laufen hier ununterbrochen über den Scheitel des Vegetationspunktes hin, eine innere Gewebemasse des Urmeristems überwölbend, welche letztere ihrerseits zuweilen unterhalb des Scheitels in eine einzige Zelle ausläuft (bei Hippuris und Udora canadensis nach Sanio), meist aber in einer ziemlich untergeordneten Zellgruppe endigt.

Während bei den Kryptogamen mit Scheitelzelle da, wo am Vegetationspunkt ein seitlicher Auswuchs (Spross, Blatt, Wurzel) sich neu bilden soll, zunächst eine deutliche Scheitelzelle sich constituirt, wölbt sich dagegen bei den Phanerogamen an der betreffenden Stelle eine ganze Zellengruppe, äussere und innere Schichten umfassend, hervor, so dass auch bei der Anlage eines Organs keine dominirende Scheitelzelle zu erkennen ist (Fig. 103, *K*, *K*). Nachdem schon Sanio[1]) auf diese Verhältnisse bei den Phanerogamen eingegangen war, hat Johannes Hanstein[2]) sie ausführlicher und allgemeiner studirt, zumal auch in neuester Zeit nachgewiesen, dass selbst am Embryo der Phanerogamen die ersten Theilungen in einer Weise verlaufen, welche das Vorhandensein einer Scheitelzelle von vornherein ausschliesst, dagegen schon frühzeitig eine Differenzirung in eine äussere Schicht und einen inneren Gewebekern herbeiführt[3]).

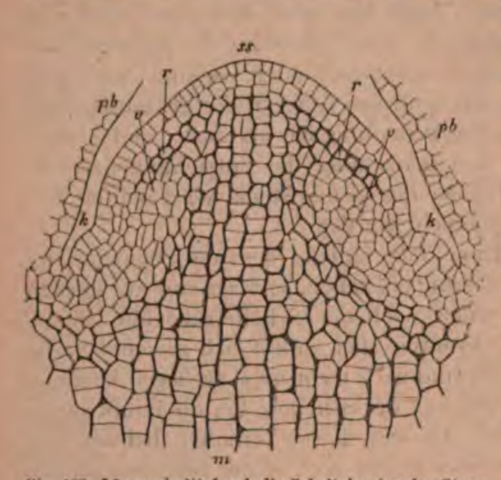


Fig. 103. Längsschnitt durch die Scheitelregion des Stammes eines Samenkeimes von Phaseolus multiflorus; *ss* Scheitel, *pb* Theile der beiden ersten Laubblätter, *kk* deren Axelknospen.

Die äussere, den Vegetationspunkt sammt seinem Scheitel überziehende Schicht des Urmeristems ist die unmittelbare Fortsetzung des Epidermis der weiter rückwärts liegenden älteren Theile, sie könnte daher als primordiale Epidermis bezeichnet werden; Hanstein hat indessen schon den Namen Dermatogen dafür gebraucht. Sie ist dadurch ausgezeichnet, dass in ihr ausschliesslich Theilungen senkrecht zur Oberfläche stattfinden (erst später treten zuweilen noch tangentiale Theilungen ein, wenn die Epidermis mehrschichtig wird).

---

1) Sanio in Botan. Zeitg. 1865, p. 184 ff.

2) J. Hanstein: Die Scheitelzellgruppe im Vegetationspunkt der Phanerogamen, Bonn 18[illegible]

3) J. Hanstein, Monatsber. der niederrh. Gesellsch. 5. Juli 1869. Ausführlicheres darüber bei der allgemeinen Charakteristik der Phanerogamen im II. Buch.

Unterhalb der primordialen Epidermis finden sich gewöhnlich eine bis mehr Schichten, die ebenso continuirlich den Scheitel überspannen, und aus denen weiter rückwärts vom Scheitel die Rinde hervorgeht (*rr* in Fig. 104); sie repräsentiren daher die primordiale Rinde; Hanstein nennt diese Schicht des Urmeristems das Periblem. — Von diesem umschlossen und überwölbt findet sich nun ein Gewebekern, der als unmittelbare Fortsetzung der Fibrovasalstränge und des von ihnen umschlossenen Markes zu verfolgen ist, wie Fig. 104 zeigt, wo das spätere Holzgewebe *ff*, sammt seinen Gefässen *gg* und dem Marke *m* in eine Gruppe von Urmeristem auslaufen, die hinter dem Scheitel *s* liegend von der primären Epidermis und der primären Rinde überspannt ist. Der in einem früheren Paragraphen erwähnte Sanio'sche Verdickungsring, in welchem die ersten Fibrovasalstränge entstehen, entspricht also der äusseren Schicht dieses inneren Gewebekerns (den Hanstein als Plerom bezeichnet), wenn ein Mark sich bildet; entsteht kein Mark, wie in vielen Wurzeln und manchen Sprossen (z. B. Hippuris, Udora u. a.), so bildet sich das ganze Plerom zu Procambium aus und dieses zu einem axilen Fibrovasalcylinder, in welchem dann zwei oder mehrere Gefässstränge und Bastbündel verlaufen.

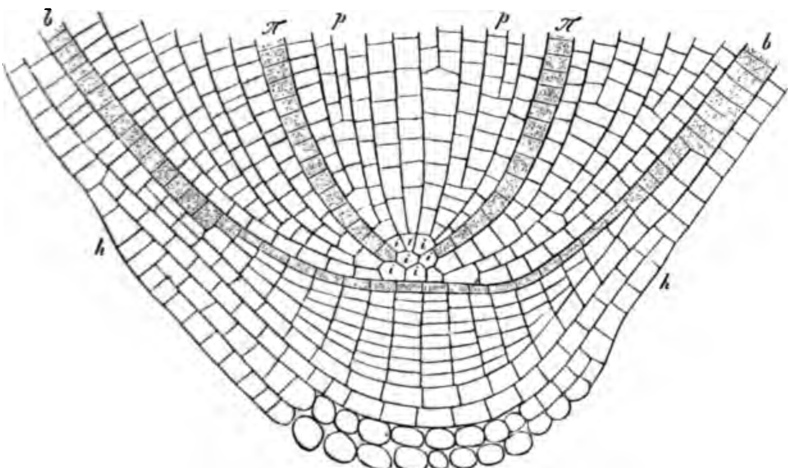


Fig. 104. Längsschnitt der Scheitelregion in der Keimwurzel von Helianthus annuus nach Reinke. — *hh* die Wurzelhaube; *bb* (dunkel gehalten) das Dermatogen; *pp* das Plerom, dessen innere dunkele Schicht *ππ* das Pericambium; zwischen *π* und *b* liegt das Periblem; *ii* die Urmutterzellen, Initialen, des Periblems und Pleroms.

Die Entstehung der Wurzelhaube bei Phanerogamen lässt sich nach den neuen Untersuchungen Hanstein's und Reinke's einfach als eine am Scheitel localisirte Wucherung der primordialen Epidermis (des Dermatogens) auffassen, in der Weise nämlich, dass die den Scheitel der Wurzel überziehende Partie des Dermatogens sich periodisch auch durch tangentiale Wände theilt, auf diese Weise eine Spaltung des Dermatogens am Scheitel in je zwei Zellschichten auftritt, deren äussere zu einer (vielzelligen) Kappe der Wurzelhaube sich ausbildet, während die innere zunächst wieder als Dermatogen fungirt, bis eine abermalige Spaltung der Schicht am Scheitel die Bildung einer neuen Kappe bewirkt, die dann ihrerseits, ähnlich wie bei den Kryptogamen, durch tangentiale Theilungen mehrschichtig wird, wie aus Fig. 104 ersichtlich ist. (Ueber den Ursprung der Nebenwurzeln aus dem Pericambium *ππ* in Fig. 104 vergl. § 23.)

Nach der hier gegebenen Darstellung, die übrigens nur an einigen Beispielen den Anfänger für Späteres vorbereiten sollte, könnte es fast scheinen, als ob die Vorgänge im Vegetationspunkt der Phanerogamen von denen der Kryptogamen wirklich grundverschieden wären, eine Annahme, die ich indessen nicht theile. Einerseits weisen schon die sorgfältigen Untersuchungen von Nägeli und Leitgeb an den Lycopodiaceen (l. c.) darauf hin, dass bei diesen die Bedeutung der Scheitelzelle für die Genesis des Urmeristems eine andere wird als bei anderen Kryptogamen und sich der der Phanerogamen annähert, und andererseits lässt sich die Scheitelzelle der Kryptogamen ebenso als Ausgangspunkt für die erste Differenzirung der Gewebeschichten, wie die Scheitelzellgruppe der Phanerogamen auffassen.

Drittes Kapitel.

Morphologie der äusseren Gliederung der Pflanzen.

§ 20. **Unterscheidung von Gliedern und Organen**[1]; **Metamorphose.** Die sehr verschieden geformten und verschiedenen physiologischen Zwecken dienenden Theile der Pflanzen, die man gewöhnlich als ihre Organe bezeichnet, können wissenschaftlich von zwei verschiedenen Standpunkten aus betrachtet werden; man kann sich einmal die Frage vorlegen, in wiefern diese Theile durch ihre Form und Structur geeignet sind, ihre physiologischen Arbeiten zu verrichten? — In diesem Falle betrachtet man sie einseitig als Werkzeuge oder Organe, und diese Betrachtungsweise selbst ist ein Theil der Physiologie. Oder aber, man abstrahirt einstweilen vollständig von diesen Beziehungen, man denkt einstweilen nicht daran, ob und welche Functionen die Pflanzentheile zu erfüllen haben, und fragt nur, wo und wie sie entstehen, in welchen räumlichen und zeitlichen Beziehungen die Entstehung und das Wachsthum eines Gliedes zu denen eines anderen steht. Diese Betrachtungsweise ist die morphologische. Es leuchtet ein, dass sie ebenso einseitig ist, wie die physiologische; allein die Forschung und der Vortrag haben derartige Abstractionen hier wie überall in der Wissenschaft nöthig, und sie sind nicht nur nicht schädlich, sondern sogar das wichtigste Hilfsmittel der Forschung, wenn man sich des Verfahrens, der gemachten Abstractionen, nur immer klar bewusst ist.

In diesem Kapitel werden wir uns nun ausschliesslich und einseitig mit der morphologischen Betrachtung der Pflanzentheile beschäftigen.

Bevor wir aber auf das Einzelne näher eingehen, wird es nützlich sein, das Verhältniss der physiologischen und morphologischen Betrachtung zu einander noch etwas genauer in's Auge zu fassen.

1) Nägeli und Schwendener: das Mikroskop. Leipzig 1867. p. 599. — Hofmeister: allgemeine Morphologie der Gewächse. Leipzig 1868. § 1, 2. — Hanstein: botanische Abhandlungen aus d. Geb. d. Morph. u. Phys. Bonn 1870. Heft I. p. 85.

Die morphologische Forschung hat zu dem Ergebniss geführt, dass die unendlich mannigfaltigen Pflanzentheile, die in ihren fertigen Zuständen ganz verschiedenen Functionen angepasst sind, sich dennoch auf einige wenige Grundformen zurückführen lassen, wenn man ihre Entwicklung, ihre gegenseitige Stellung, die relative Zeit ihrer Entstehung, ihre jüngsten Zustände allein in Betracht zieht; es zeigt sich z. B., dass die dicken Schalen einer Zwiebel, die häutigen Anhängsel vieler Knollen, die Theile des Kelchs und der Blumenkrone, die Staubfäden und Carpelle, viele Ranken und Stacheln u. s. w. in diesen Beziehungen sich ganz ähnlich verhalten, wie die grünen Organe, die man schlechthin als Blätter (Laubblätter) bezeichnet; man nennt daher alle diese Gebilde ebenfalls Blätter, und diese Bezeichnung rechtfertigt sich nicht selten dadurch, dass manche dieser Organe unter besondern Umständen wirklich in grüne Blätter sich umwandeln[1]. Indem man nun die auch in der populären Sprache Blätter genannten grünen Organe (die Laubblätter) als die Urform der Blätter, als die eigentlichen Blätter gelten lässt, so erscheinen die übrigen ebenfalls als blattähnlich erkannten Gebilde nun als veränderte, umgestaltete, metamorphosirte Blätter. — Ganz ebenso verhält es sich mit den Theilen, an denen die Blätter sitzen, aus denen sie als seitliche Anhängsel hervorwachsen; sie erscheinen bald als cylindrische oder prismatische, dünne, stark verlängerte Stengel, bald als dicke, rundliche Knollen, oft sind sie verholzt und fest (Stämme), in anderen Fällen weich und schmiegsam, andere feste Körper umwindend (Hopfen) oder an diese sich fest anlegend (Epheu); auch sie können als spitze Dornen oder als Ranken (Rebe) auftreten; diess Alles hängt mit der Lebensweise der Pflanze und den Functionen der genannten Gebilde zusammen; fasst man aber nur das eine Merkmal in's Auge, dass sie sämmtlich Blätter tragen, die unter ihrer fortwachsenden Spitze entstanden sind, so hat man darin eine ebenso wichtige als vollständige Uebereinstimmung, wobei man freilich einstweilen von den physiologischen Functionen und der entsprechenden Structur ganz abstrahirt; ist aber diese Abstraction einmal gemacht, so kann man jene Uebereinstimmung dadurch bezeichnen, dass man alle die mit Blättern besetzten Theile mit einem gemeinsamen Namen belegt; man bezeichnet sie als Stammgebilde (Caulome) oder Axen schlechthin. In demselben Sinne also, wie z. B. die Ranke einer Erbse ein Blatt ist, so ist auch die Knolle einer Kartoffel ein Stamm oder ein Axengebilde; so wie man eine Erbsenranke als ein metamorphosirtes Blatt bezeichnet, so kann man die Kartoffelknolle einen metamorphosirten Stamm oder Stengel nennen.

Wie mit den Blättern und Axen, so ist es auch mit den Haaren; der auszeichnende Charakter der Wurzelhaare, der Wollhaare, der Stachel- und Drüsenhaare u. s. w. ist der, dass sie sämmtlich als Auswüchse von Epidermiszellen entstehen. Geht man nun einen Schritt weiter, so kann man alle als Auswüchse aus Epidermiszellen entstehenden Anhängsel anderer Theile, ihre Form und Function mag sein, welche sie will, als Haare (Trichome) bezeichnen; so sind z. B. die sogen. Spreublätter der Farne und die Sporangien derselben Trichome, oder wenn man die gewöhnlichen fadenförmigen Haare als Grundform betrachtet,

---

1) Diese Vorkommnisse waren es, die Goethe zuerst auf die Metamorphose der Blätter aufmerksam machten; gegenwärtig beruht die Metamorphosenlehre auf wissenschaftlich besseren Grundlagen.

so sind es metamorphosirte Haare. Man braucht auch nicht dabei stehen zu bleiben, dass die Haare aus einer echten Epidermis hervorwachsen; man kann es für genügend erachten, dass sie überhaupt aus einzelnen oberflächlichen Zellen entstehen, und damit wird die Zahl der äusseren, als Haare zu bezeichnenden Anhängsel noch vermehrt.

Wie bei den Stämmen, Blättern, Haaren kann man auch von metamorphosirten Wurzeln reden; gewöhnlich sind sie fadenförmig, dünn und lang; zuweilen aber auch dick knollig, gewöhnlich wachsen sie unterirdisch, oft aber auch in der Luft, selbst aufwärts; indessen behalten die Wurzeln unter allen Umständen eine so auffallende Aehnlichkeit mit ihren typischen Formen, das hier selbst das Adjectiv: metamorphosirt nur selten angewendet wird.

Diese Untersuchungsweise auf die Gefässkryptogamen und Phanerogamen angewendet, hat nun gezeigt, dass man sämmtliche Organe dieser Pflanzen auf eine dieser morphologischen Kategorieen zurückführen kann; jedes Organ ist entweder Stamm (Axe) oder Blatt oder Wurzel oder Haar. Bei den Moosen kommt keine Wurzel im morphologischen Sinne vor, obgleich sie Organe besitzen, die deren Function vollkommen erfüllen; dagegen haben die meisten Moose noch Blätter, die an Stämmchen (Axen) hervorwachsen. Bei den Algen, Pilzen, Flechten hat der Pflanzenkörper gewöhnlich noch Anhängsel, die als Haare bezeichnet werden können, aber Wurzeln im morphologischen Sinne fehlen hier immer und der Begriff des Blatts, wie er bei den höheren Pflanzen abstrahirt wurde, will nicht mehr recht passen, selbst in solchen Fällen, wo die äussere Form der fertigen Theile den Laubblättern höherer Pflanzen gleicht (Laminaria digitata u. a.). Man ist nun übereingekommen, solche Pflanzengebilde, an denen die morphologische Unterscheidung von Stamm und Blatt bei dem jetzigen Stand unserer Einsicht nicht mehr durchführbar ist (dort fehlen auch immer echte Wurzeln), mit der morphologischen Bezeichnung Thallus oder Thallom zu belegen; im Gegensatz zu den Thalluspflanzen (Thallophyten) kann man dann alle Pflanzen, an denen sich Blätter morphologisch unterscheiden lassen, als Phyllophyten bezeichnen; man hat es jedoch vorgezogen, ihnen den Namen Cormophyten zu geben. Nach dem Gesagten unterscheidet sich also das Thallom nur dadurch von einem Cormophyt, dass seine etwa vorhandenen seitlichen Auswüchse nicht hinreichende morphologische Verschiedenheiten von dem sie tragenden Theile darbieten, um sie als Blätter in demselben Sinne, wie bei den höher differenzirten Pflanzen bezeichnen zu können; da aber selbst bei höheren Pflanzen die morphologischen Unterschiede von Stamm und Blatt noch nicht genügend festgestellt sind, so kann eine scharfe Grenze von Thallophyten und Cormophyten nicht gezogen werden, auch ist es gewiss, dass eine solche nicht existirt.

Nehmen wir nun die Begriffe Thallom, Stamm (Caulom), Blatt (Phyllom), Haar (Trichom) [1]) in dem oben angedeuteten Sinne, so kann man nicht mehr sagen, das Blatt sei das Organ für diese oder jene Function, denn Blätter können alle möglichen Functionen übernehmen; dasselbe gilt für die anderen Theile. Es ist daher jedenfalls unzweckmässig, Thallome, Stämme, Blätter und Haare schlechthin als Organe zu bezeichnen, manche derselben haben faktisch gar keine Function. Um diese der Morphologie fremde, sie verwirrende Ausdrucksweise zu

1) Vergl. Nägeli und Schwendener: »Das Mikroskop«. II, p. 591.

vermeiden, ist es offenbar das Beste, hier überhaupt nicht von Organen, sondern von Gliedern zu reden. Glieder sind die Theile einer Form; man spricht von Gliedern einer mathematischen Formel, von den Gliedern einer Statue, weil es hier ausschliesslich auf die Form ankommt. Ebenso sind für die morphologische Betrachtung Stämme, Blätter, Haare, Wurzeln, Thallomzweige einfach Glieder der Pflanzenform; aber ein bestimmtes Blatt, ein bestimmter Stammtheil u. s. w. kann ein Organ für diese oder jene Funktion sein, was zu betrachten Sache der Physiologie ist.

Die morphologische Natur eines Gliedes wird vorzugsweise an seinen ersten Entwickelungszuständen und an seiner relativen Stellung in der Reihe der Wachsthumsvorgänge erkannt; die morphologischen Begriffsbestimmungen beruhen also wesentlich auf der Entwickelungsgeschichte.

Je älter ein Glied wird, desto mehr tritt seine Anpassung an eine bestimmte Function hervor, desto mehr wird oft sein morphologischer Charakter verwischt; in ihren frühesten Zuständen sind die morphologisch gleichnamigen Glieder (z. B. alle Blätter einer Pflanze) einander sehr ähnlich, später treten alle diejenigen Unterschiede hervor, die ihren verschiedenen Functionen entsprechen. Mit Rücksicht auf diese Verhältnisse gewinnen wir nun auch eine wissenschaftlich brauchbare Definition der Metarmophose; nämlich die: **die Metamorphose ist die verschiedene Ausbildung morphologisch gleichnamiger Glieder durch Anpassung an bestimmte Functionen.**

a) Die Begriffe Stamm, Blatt, Wurzel, Trichom, so wie sie jetzt in der Botanik gebraucht werden, sind aus der Betrachtung der hoch entwickelten Pflanzen hervorgegangen, wo die verschiedenen Glieder wirklich namhafte Verschiedenheiten in rein formaler Hinsicht darbieten; versucht man es aber, sie in gleicher Weise bei den weniger differenzirten Pflanzen, den Lebermoosen, Algen, Flechten, Pilzen anzuwenden, so finden sich mancherlei Schwierigkeiten, die zumal daher rühren, dass die Glieder der Thallome zuweilen auffallende einzelne Aehnlichkeiten mit Blättern, Haaren, Stämmen (selbst Wurzeln) darbieten, während wieder andere Merkmale derselben fehlen; es finden mit einem Wort Uebergänge von den morphologisch wenig differenzirten Gliedern der Thalluspflanzen zu den hoch differenzirten der Cormophyten statt: bei den Gliedern, die wir als Stamm, Blatt, Wurzel, Haare bezeichnen, sind offenbar nur die Differenzen gesteigert, die bei den mehr gleichartigen Auszweigungen der Thallome, zumal der höheren Algen, in geringerem Grade ebenfalls schon auftreten; absolute Unterschiede von Thallomen und beblätterten Axen finden sich nicht; es ist daher Sache der Convenienz (oder des Tactes, wie man es gern nennt), wo man die Grenze hinverlegen will.

b) Die Ausdrücke Thallom, Caulom, Phyllom, Trichom, Wurzel bezeichnen also nach Obigem allgemeine Begriffe, bei deren Definition man von all denjenigen Eigenschaften der Glieder abstrahirt, die nur auf bestimmte Funktionen berechnet sind, während man ausschliesslich einige wenige Merkmale, welche die Entstehung und gegenseitige Stellung betreffen, in's Auge fasst. Physiologisch ganz verschiedene Theile können daher morphologisch **aequivalent** sein, und umgekehrt können physiologisch äquivalente Organe morphologisch unter ganz verschiedene Begriffe fallen. Die Behauptung z. B., die Sporangien der Farne seien Trichome, besagt also nur, sie entstehen gleich allen Haaren aus Epidermiszellen; durch dieses Merkmal sind Haare und Farnsporangien morphologisch äquivalent. — Dagegen sind die unterirdischen Haare der Laubmoose und die echten Wurzeln physiologisch äquivalent, beide dienen der Nahrungsaufnahme und Befestigung der Pflanze im Boden, obgleich jene unter den morphologischen Begriff Trichome, diese unter den der Wurzeln fallen.

c) Allgemeine Begriffe, wie die hier und im Folgenden betrachteten, beruhen immer auf Abstraction; es fehlt ihnen daher nothwendig die Anschaulichkeit der Einzelvorstellun-

gen, aus denen sie durch Abstractionen gewonnen werden. Wie weit man nun die Abstraction treiben soll, ist mehr oder minder willkürlich, und das einzige Correctiv für diese Willkür liegt in der Rücksicht auf die Nützlichkeit der Begriffe für die wissenschaftliche Gedankenarbeit; am nützlichsten sind aber Begriffe, welche bei grosser Bestimmtheit der Definition, also bei grosser Klarheit, doch noch eine möglichst grosse Zahl von Einzelfällen umfassen, denn auf diese Weise wird am ehesten eine vollständige Uebersicht der Erscheinungen gewonnen, der dann erst die Einsicht in dieselben folgt. Von diesen Gesichtspuncten ausgehend sind die Begriffsbestimmungen in den folgenden Paragraphen gegeben

§ 21. **Blätter und blattbildende Sprosse**[1]. Die Glieder des Pflanzenkörpers, welche man bei den Charen, Moosen, Gefäss-Kryptomen und Phanerogamen Blätter (Phyllome) nennt, zeigen folgende Beziehungen zu dem sie erzeugenden Axengebilde, dem Stamm:

1) **Die Blätter entstehen immer unter dem fortwachsenden Scheitel des Stammes als seitliche Auswüchse**, entweder einzeln oder

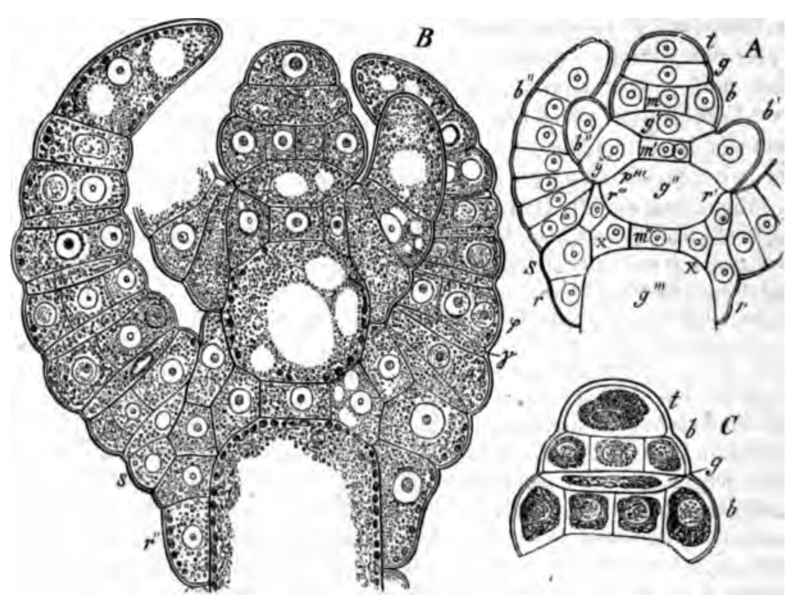


Fig. 105. Optische Langsschnitte durch die Scheitelregion dreier Hauptsprosse von Chara fragilis. *t* die Scheitelzelle, durch Querwände Segmente bildend, deren jedes durch eine gebogene Querwand in eine untere, nicht mehr theilbare, zu einem Internodium g', g'', g''' des Stammes sich ausbildende und in eine obere, den Stammknoten m m' und die Blätter erzeugende Zelle *b* zerlegt wird. Die Stammknotenzelle erzeugt je einen Quirl von Blättern, die unter sich verschieden alt sind. Genaueres im II. Buch bei der Gruppe der Characeen.

mehrere in gleicher Höhe, d. h. in gleicher Entfernung vom Scheitel; im letzten Fall bilden sie einen Quirl, dessen einzelne Blätter unter sich verschieden alt sein können, wie bei Chara, Salvinia und bei den Blattkreisen vieler Blüthen.

2) **So lange der Vegetationspunkt des Sprosses am Scheitel gradlinig fortwächst, der Blätter erzeugende Sprosstheil also sich verlängert, entstehen die Blätter in acropetaler Ordnung,**

1) Nägeli u. Schwendner: das Mikroskop. Leipzig 1867. p. 599 ff. — Hofmeister: allgemeine Morph. der Gew. Leipzig 1868. §. 2. — Pringsheim im Jahrb. f. wiss. Bot. III. p. 484. Derselbe über Utricularia. Monatsber. der Berliner Akad. Febr. 1869. — Hanstein: botan lungen. Bonn 1870. Heft. I. — Leitgeb: botan. Zeitg. 1871. No. 3.

d. h. so, dass jedes dem Scheitel nähere Blatt auch jünger ist als jedes entferntere; niemals entstehen in diesem Falle neue Blätter entfernter vom Scheitel als schon vorhandene. Nur wenn, wie es bei den Blüthen der Phanerogamen nicht selten geschieht, das Längenwachsthum des Sprosses am Scheitel aufhört oder schwächer wird, und wenn zugleich ein lebhaftes Wachsthum in einer Querzone oder an einer Stelle unter dem Scheitel fortdauert, können neue Blätter zwischen schon vorhandenen eingeschaltet werden [1].

3) Die Blätter entstehen immer aus dem Urmeristem des Vegetationspunktes, niemals aus solchen Stellen des Stammes, die bereits aus vollständig differenzirten Geweben bestehen. Bei den Characeen, Moosen u. a. werden die Blätter dicht unter der Scheitelzelle, vor oder während der ersten Theilungen ihrer Segmente als Protuberanzen kenntlich, deren äusserer Theil eine Scheitelzelle constituirt, aus welcher die Segmente der Blätter hervorgehen; bei den Gefässkryptogamen überragt oft ein bereits vielzelliger Vegetationskegel die jüngste Blattanlage (kräftige Equisetenknospen, Salvinia, manche Farne und Selaginellen); bei den Phanerogamen (Fig. 107, 108, 109) ist diess allgemein; hier beginnt die Blattanlage nicht mit einer über den Umfang des Vegetationskegels hervortretenden Scheitelzelle, wie bei den Kryptogamen, sondern ein rundlicher oder breiter Wulst tritt hervor, der selbst bei der ersten Anlage schon aus zahlreichen kleinen theilungsfähigen Zellen besteht.

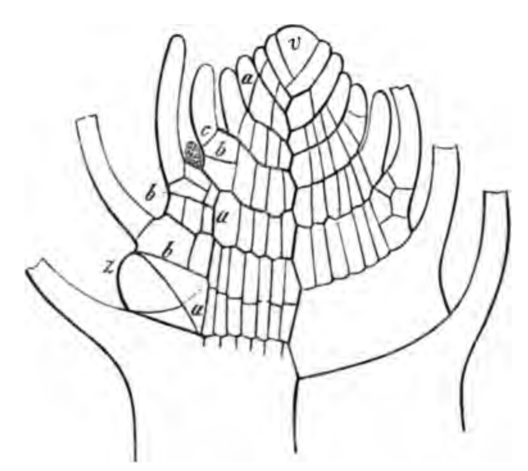


Fig. 106. Längsschnitt durch die Scheitelregion eines Stämmchens von Fontinalis antipyretica, eines in Wasser wachsenden Laubmooses (nach Leitgeb); *v* die Scheitelzelle des Sprosses, die drei Reihen anfangs schiefer, später sich quer lagernder Segmente erzeugt, die durch stärkere Umrisse bezeichnet sind; jedes Segment zerfällt zuerst durch die Theilung *a* in eine innere und eine äussere Zelle; jene erzeugt einen Theil des inneren Stammgewebes, diese die Stammrinde und ein Blatt; blattbildende Sprosse entstehen unterhalb gewisser Blätter, indem sich aus einer äusseren Zelle des Segments eine dreiseitige Scheitelzelle *Z* bildet, die dann gleich *v* drei Segmentreihen erzeugt, jedes Segment bildet auch hier ein Blatt. (Genaueres II. Buch, Laubmoose).

4) Die Blätter sind immer exogene Bildungen, d. h. die Blattanlage entsteht niemals im Inneren des Stammgewebes, niemals bedeckt von Gewebeschichten des Stammes (wie die Wurzeln und manche Sprossen); bei den Kryptogamen ist es gewöhnlich eine oberflächliche Zelle (d. h. oberflächlich vor der Differenzirung der Epidermis), welche die Blattprotuberanz bildet, bei den Phanerogamen wölbt sich eine Gewebemasse als Blattanlage hervor, welche aus einer Wucherung des Periblems überzogen von Dermatogen besteht (§ 9 Fig. 103). Dadurch unterscheidet sich auch die Blattanlage sofort von der des Haares; das Haar ist ein Epidermisauswuchs; da aber bei den Phanerogamen die primordiale

---

1) Da derartige Vorkommnisse auf die Blüthen und Inflorescenzen der Phanerogamen beschränkt sind, so sei hier einstweilen dahin verwiesen.

Epidermis (Dermatogen) den ganzen Vegetationspunct auch oberhalb der Blätter überzieht, so können Haare auch über den jüngsten Blättern aus einzelnen Dermatogenzellen hervorsprossen (Utricularia nach Pringsheim); bei den Kryptogamen aber differenzirt sich das Dermatogen erst nach der Constituirung des Blattes, daher sind die Haare immer weiter vom Scheitel entfernt, als die jüngsten Blätter (Fig. 106); die oberflächliche Zelle des Stammes, welche bei den Kryptogamen zur neuen Scheitelzelle eines Blattes wird, ist keine Epidermiszelle, da sie lange vor der Differenzirung des Gewebes in Epidermis und Periblem entsteht.

5) Die Gewebebildung des Blattes geht continuirlich in die des Stammes über, und ist es unmöglich, histologisch eine Grenze zwischen Stamm und Blattbasis zu finden; dennoch nimmt man eine solche Grenze ideal an; man denkt sich die Oberfläche des Stammes unter der Blattbasis hin fortgesetzt,

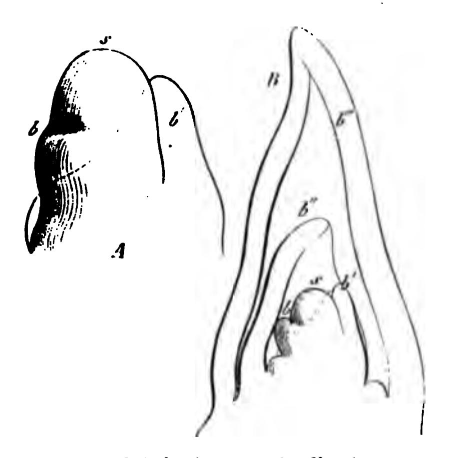


Fig. 107. Scheitelregionen zweier Hauptsprosse von Zea Mais. Scheitel des sehr kleinzelligen Vegetationskegels, aus welchem die Blätter b, b', b'', b''' als vielzellige Protuberanzen hervortreten, die bald den Stamm umfassen und tütenförmig ihn und die jüngeren Blätter einhüllen. In der Axel des drittjüngsten Blattes b'' ist die jüngste Zweiganlage als rundliche Protuberanz sichtbar.

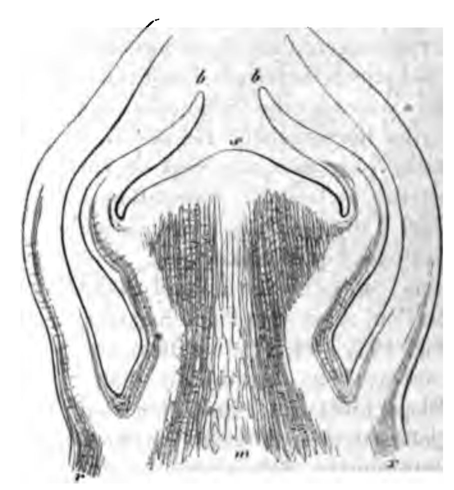


Fig. 108. Längsschnitt der Scheitelregion des Hauptstammes von Helianthus annuus, unmittelbar vor der Blüthenbildung; s der Scheitel des breiten Vegetationspunktes, b, b jüngste Blätter; r Rinde, m Mark.

und den so entstandenen Querschnitt der Blattbasis nennt man die Insertion des Blattes. Die Continuität der Gewebe zwischen Stamm und Blatt ist offenbar eine Folge der frühzeitigen Anlage des Blattes unter dem Scheitel des Vegetationspunktes, bevor die Differenzirung der Gewebe eintrat. Gewöhnlich wird dicht unter dem Stammscheitel schon vor der Blattbildung eine innere Gewebemasse des Stammes angelegt, die wir auch bei den Moosen, Equiseten und andern Kryptogamen als Plerom bezeichnen können, wie es von Hanstein für die Phanerogamen vorgeschlagen wurde (§ 19); diese nimmt an der Blattanlage keinen Antheil, die Continuität der Gewebe wird durch die äusseren Schichten des Urmeristems, zu denen meist auch die Anlagen der Fibrovasalstränge gehören, vermittelt. Verwandelt sich aber das innere Stammgewebe (Plerom) selbst in einen Fibrovasalkörper, wie bei Hippuris Fig. 109 (und andeutungsweise bei vielen Laubmoosen), so tritt nachträglich eine Continuität zwischen den Fibrovasalsträngen der Blätter und diesem innersten Gewebe des Stammes ein (Fig. 109). —

Wenn sich im Stamm Fibrovasalstränge bilden, die ohne Zusammenhang mit den Blättern verlaufen, so werden sie nach Nägeli als stammeigene bezeichnet; bei den Phanerogamen ist es aber der gewöhnliche Fall, dass jeder Fibrovasalstrang unter einer Blattinsertion einen Bogen beschreibt, von dem aus ein Schenkel in's Blatt ausbiegt, während der andere Schenkel in den Stamm hinabläuft (Fig. 109, *gg*), der letztere heisst dann nach Hanstein die innere Blattspur und der ganze Strang ist ein »gemeinsamer«; es können in demselben Spross gemeinsame und stammeigene Stränge verlaufen (Farne, Cycadeen, Piperaceen). — Die Rindenschichten des Stammes, wenigstens die äusseren, biegen im entwickelten Spross ohne deutliche Unterbrechung in das Blatt hinaus und bilden dessen Grundgewebe; ebenso continuirlich geht die Epidermis vom Stamm auf das Blatt über. — Wenn der Stamm Fibrovasalstränge erzeugt, so sind auch die Blätter gewöhnlich damit versehen; sie bleiben nur dann ohne Gefässbündel, wenn sie frühzeitig verkümmern und als kleine Schüppchen verharren, wie bei Psilotum und bei manchen kleinen Blattschuppen von Phanerogamen.

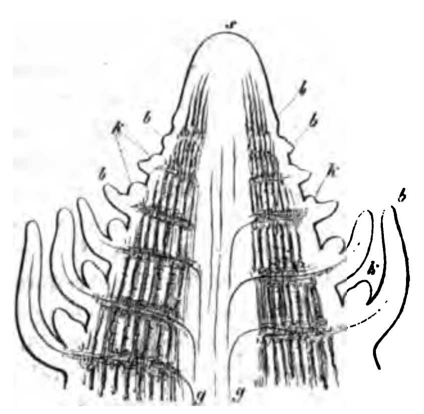


Fig. 109. Längsschnitt durch die Scheitelregion eines aufrechten Sprosses von Hippuris vulgaris. *s* der Stammscheitel, *b*, *b*, *b* die Blätter (in Quirlen stehend); *k*, *k* deren Axelknospen, die sich sämmtlich als Blüthen ausbilden; *gg* die ersten Gefässe; die dunklen Partieen des Gewebes bedeuten die innere Rinde mit ihren Intercellularräumen.

6) Die Blätter wachsen gewöhnlich rascher in die Länge als der sie erzeugende Spross oberhalb ihrer Insertion (Fig. 106, 107, 108); werden sie daher rasch nach einander angelegt, so umhüllen und überwölben sie das Sprossende und bilden so eine Knospe, in deren Centrum der blätterbildende Vegetationspunkt liegt; diese Knospenbildung beruht zugleich auf dem stärkeren Wachsthum der Rückenseite (Unterseite) der Blätter in ihrer Jugend, wodurch sie auf der Innenseite (späteren Oberseite) concav und dem Stamm aufwärts angedrückt werden; erst bei völliger Ausbildung, durch die letzte Streckung ihrer Gewebe schlagen sich die Blätter, ihrer Altersfolge entsprechend, auswärts und treten so aus der Knospenlage hervor; erfahren die zwischen den Blattinsertionen liegenden Stammtheile gleichzeitig eine namhaftere, oft sehr bedeutende Streckung, so rücken die aus der Knospenlage austretenden Blätter aus einander, es entsteht ein Spross mit gestreckten Internodien; in solchen Fällen pflegt die Querscheibe des Stammes, in welcher die Blattinsertion liegt, eine andere Ausbildung zu erfahren, als die zwischenliegenden Stücke; jene Zonen werden dann als Stammknoten, die Zwischenstücke als Internodien (Interfoliartheile) bezeichnet (Characeen, Equiseten; Gräser). Bleibt der Stamm zwischen den Blattinsertionen ganz unentwickelt, so besitzt er gar keine eigene freie Oberfläche, er ist ganz von Blattinsertionen eingehüllt, wie bei Aspidium filix mas; häufig scheint diess aber nur so, weil die Internodien sehr kurz sind, wie bei manchen Palmenstämmen. — Die Internodien können schon der ersten Anlage nach vorhanden sein, wenn die consecutiven Blätter oder Blattquirle in merklichen Höhenabständen

über einander auftreten, wie bei Chara[1], Zea (Fig. 107), oder sie kommen erst durch weitere Ausbildung des Stammgewebes zu Stande, wie bei den Laubmoosen (Fig. 106) und den Equiseten, wo jedes Segment der Stammscheitelzelle sich nach aussen wölbt und eine Blattanlage bildet, so dass also die Blattanlagen unmittelbar auf einander folgen: erst durch weitere Differenzirung werden dann die unteren Partieen der Segmente zu freien Oberflächentheilen des Stammes ausgebildet, wie besonders Fig. 106 deutlich zeigt. — Die Bildung einer Knospe im oben angegebenen Sinn unterbleibt, wenn die Blätter einerseits sehr langsam nach einander angelegt werden und andrerseits der Stamm zwischen den jüngsten Blattanlagen oder sogar schon vor der jüngsten rasch in die Länge wächst, so dass immer nur ein wenig entwickeltes Blatt in der Nähe des Scheitels steht, wie bei den unterirdisch kriechenden Sprossen von Pteris aquilina (s. II. Buch, Farne).

7) **Jedes Blatt nimmt eine andere Form an, als der es erzeugende Stamm und seine Seitensprosse**, gewöhnlich ist diess so auffällig, dass es keiner weiteren Beschreibung bedarf. Doch ist ein Punkt hervorzuheben, der dem Anfänger meist Schwierigkeiten macht: es kommt nämlich nicht selten vor, dass Seitensprosse gewisser Pflanzen mit Laubblättern anderer Pflanzen eine grosse Aehnlichkeit der Form und der physiologischen Eigenschaften darbieten: so die flachen Seitensprosse, welche die Blüthen tragen bei Ruscus, Xylophylla, Mühlenbeckia platyclada u. a.: allein die Entwickelung zeigt, dass diese scheinbaren Blätter ihrer Stellung nach Seitensprosse sind, sie selbst produciren Blätter, und überhaupt sind die Blätter dieser Pflanzen ganz anders beschaffen als diese blattähnlichen Zweige. Der Ausdruck »blattähnlich« hat hier überhaupt keinen morphologischen, sondern nur einen ganz bestimmten, populären Sinn, und es findet hier das unter 8 Gesagte seine Anwendung. Die Zweige oder blattbildenden Seitensprosse entstehen bei verschiedenen Pflanzen auf sehr verschiedene Art, sehr häufig aber haben sie mit den Blättern das gemein, dass sie ebenfalls aus dem Urmeristem des Vegetationspunktes als seitliche und exogene Auswüchse entspringen, sich in acropetaler Ordnung wie die Blätter bilden und ihre Gewebedifferenzirung mit der des Muttersprosses in Continuität setzen. Sie unterscheiden sich aber von den Blättern derselben Pflanze durch den Ort ihrer Entstehung, durch ihr wenigstens anfangs viel langsameres Wachsthum (später können sie die Blätter darin überholen) und durch ihre Symmetrieverhältnisse, die später besprochen werden sollen. Die Hauptsache aber ist, der Seitenspross wiederholt, indem er Blätter bildet, an sich selbst alle bisher genannten Beziehungen zwischen Blatt und Stamm und erscheint somit als eine Wiederholung des Muttersprosses, wobei er allerdings in anderen physiologischen Verhältnissen von diesem sich unterscheiden kann.

8) Die morphologischen Begriffe Stamm und Blatt sind correlative Begriffe; eines ohne das andere ist nicht denkbar; Stamm (Caulom) ist nur, was Blätter trägt; Blatt ist nur, was an einem Axengebilde seitlich in der unter 1)—7) genannten Weise entsteht[2]. — Alle Merkmale, welche für die Definition von Caulom

---

1) Ich betrachte hier wie bei den Moosen und überall die Rinde als ursprünglich zum Stamm und nicht zum Blatt gehörend.

2) Es giebt z. B. Thallome, die gewissen Blattformen auffallend gleichen, wie die der Laminarien, Delesserien u. ä.; sie sind trotzdem keine Blätter, da sie nicht an einem Stamme als seitliche Gebilde entstehen.

und Phyllom verwerthbar sind, drücken nur gegenseitige Beziehungen beider zu einander aus, über die positiven Eigenschaften des Einen oder des Anderen wird dadurch Nichts ausgesagt. Vergleicht man alle die Dinge, die man Blätter nennt, unter sich, ohne Beziehung zu ihren Stammgebilden, so findet man nicht ein einziges Merkmal, das sie unter sich alle gemein hätten und das allen Stämmen abginge. Was aber allen Blättern gemeinsam ist, das sind ihre Beziehungen zum Stamm. Die Begriffe Phyllom und Caulom können also nicht dadurch gewonnen werden, dass man die positiven Eigenschaften der Blätter unter sich und ebenso die positiven Eigenschaften der Stämme unter sich vergleicht, das Gemeinsame und Unterscheidende heraushebt, sondern diese Begriffe werden gewonnen, indem man überall die Blätter in ihren Beziehungen zu den sie erzeugenden Caulomen, die Caulome in ihren Beziehungen zu den von ihnen selbst producirten Blättern betrachtet. Mit andern Worten, die Ausdrücke Stamm und Blatt bezeichnen nur gewisse Beziehungen der Theile eines Ganzen, des Sprosses; je grösser die Differenz ist, desto deutlicher unterscheidet man Stamm und Blatt. Das Maass der Verschiedenheit ist im Allgemeinen willkürlich, hält man sich aber an die Pflanzen, bei denen der allgemeine Sprachgebrauch Blätter annimmt, so beruht der Unterschied der Blätter vom Stamm in den unter 1—7 genannten Beziehungen, und dann kann man auch bei manchen Algen gewisse seitliche Auswüchse als Blätter, die sie erzeugenden Axengebilde als Caulome bezeichnen (Sargassum). Werden aber die Verschiedenheiten der Auswüchse und der sie erzeugenden Axenbildungen geringer, fallen einzelne oder mehrere der unter 1—7) genannten Beziehungen weg, so wird es zweifelhaft, ob man da die Ausdrücke Blatt und Stamm noch brauchen darf, und wenn endlich die Gleichartigkeit vorwiegt, so nennt man den ganzen Spross nicht mehr einen beblätterten Stamm, sondern ein Thallom. Ein verzweigtes Thallom verhält sich also zu einem blättertragenden Stamm wie ein wenig differenzirtes zu einem hoch differenzirten Ganzen.

Die Differenzirung der äusseren Formen der Glieder in Stamm und Blatt ist bis zu einem gewissen Grade unabhängig von der inneren Differenzirung, welche die Gewebeformen und Zelltheilungen bedingt, wie schon die Vergleichung der Moose und Characeen mit den Phanerogamen ergiebt. Die innere Gliederung kann auf ein Minimum von Zelltheilungen beschränkt sein oder ganz unterbleiben; im letzten Fall kann dann die einzelne Zelle als Spross auftreten, dessen seitliche Auswüchse sich wie Blätter, dessen Axengebilde sich wie Caulome verhalten, so z. B. bei der Algengattung Caulerpa. Das oben über die Continuität der Gewebe zwischen Stamm und Blatt, über den Ursprung aus dem Urmeristem Gesagte, muss dann in einem erweiterten Sinne verstanden werden, indem hier an Stelle des Urmeristems der Vegetationspunkt einer einzelnen am Scheitel fortwachsenden Zelle, an Stelle der Gewebedifferenzirung die Ausbildung der älteren Zellhauttheile und der Inhaltspartieen tritt. Die Caulerpa besteht aus einem einzigen Zellenschlauch, der als kriechender Stamm fortwächst und seitliche blattartige Ausbuchtungen, selbst als Wurzeln fungirende Haarschläuche treibt, die sämmtlich einen continuirlichen Zellraum ohne Theilungswände umschliessen [1].

a. So wie die Sprosse wachsen auch die Blätter anfangs am Scheitel, d. h. am freien, ihrem Ursprungsort entgegengesetzten Ende. Dieses Scheitelwachsthum dauert bei manchen

1 Vergl. Nägeli, Zeitschr. f. wiss. Bot. und neuere Algensysteme.

Thallomen und blattbildenden Axen in's Unbegrenzte fort, bis ihm durch irgend eine äussere Ursache Einhalt geschieht; so zumal bei den Hauptsprossen der Fucaceen, pleurocarpischen Moose, den Characeen, Equiseten-Rhizome, Farnen, den Hauptstämmen von Coniferen und manchen Angiospermen; tragen die Hauptsprosse selbst Fortpflanzungsorgane, so pflegt bei Entwickelung derselben das Scheitelwachsthum zu erlöschen, wie bei vielen acrocarpen Moosen, den Fruchtstengeln der Equiseten, den inflorescenztragenden Halmen der Gräser und in allen Fällen, wo bei den Angiospermen ein Hauptspross mit Blüthe endigt. Die Seitensprosse sind gewöhnlich von begrenztem Wachsthum, sie hören nicht selten ohne irgend einen äusseren Grund auf, sich zu verlängern; besonders aber dann, wenn sie Fortpflanzungsorgane tragen, sich in Dornen umwandeln oder in ihrem Wuchs vom Hauptspross überhaupt sehr verschieden sind, wie die horizontalen Seitenzweige vieler Coniferen, die blattähnlichen Sprosse von Phyllocladus, Xylophylla, Ruscus u. a.

Bei den Blättern ist es der ganz gewöhnliche Fall, dass ihr Scheitelwachsthum frühzeitig erlischt, der Scheitel selbst verwandelt sich in Dauergewebe. Bei den Farnkräutern pflegt jedoch das Spitzenwachsthum der Blätter lange zu dauern, und bei manchen Gattungen ist es geradezu unbegrenzt, indem die Blattspitze immer entwicklungsfähig bleibt, sich nicht in Dauergewebe verwandelt, wie bei Nephrolepis; bei Gleichenia, Mertensia, Lygodium, Guarea ist das Wachsthum der Blattspitze ähnlich wie bei vielen Sprossen periodisch unterbrochen und setzt sich in jeder Vegetationsperiode fort.

b) Ausser dem Scheitelwachsthum findet aber sowohl bei Stämmen wie bei Blättern immer noch intercalares Wachsthum statt, indem die durch jenes erzeugten Theile sich vergrössern und weiter ausbilden. Die Ausbildung der Internodien des Stammes beruht fast ausschliesslich darauf, wie schon die dichtgedrängte Stellung und somit die Kürze der Internodien in den Knospen zeigt; das intercalare Wachsthum pflegt anfangs sehr ausgiebig zu sein, die dadurch bewirkte Volumenzunahme ist oft sehr beträchtlich, gewöhnlich hört es aber bald auf, die Gewebe differenziren sich und verwandeln sich in stationär bleibende Dauergewebe. Nicht selten bleibt aber eine basale Zone der Internodien (Gräser, Equisetum hyemale u. a.), in vielen Fällen auch die Blattbasis noch lange im Zustand des Urmeristems, wenn die dem Scheitel näheren Theile längst in Dauergewebe verwandelt, ausgewachsen sind. Auf diese Weise wird also ein nachträgliches und oft lange andauerndes Längenwachsthum von unten her an solchen Theilen bewirkt, die oben längst aufgehört haben zu wachsen; in besonders ausgiebiger Weise findet diess statt bei den langen und unten scheidenförmigen Blättern vieler Monocotylen (Gräser, Liliaceen u. a.), in geringerem Grade auch bei manchen Dicotylen (z. B. Umbelliferen). Wo, wie bei den Farnen und in niederem Grade bei manchen gefiederten Dicotylenblättern, das Spitzenwachsthum lange thätig ist, pflegt das basale intercalare Wachsthum bald aufzuhören, und umgekehrt dauert dieses um so länger, je früher das Spitzenwachsthum erlischt; man kann daher bei den Blättern zwei extreme, allerdings durch Uebergangsformen vermittelte Fälle unterscheiden, das vorwiegend basifugale oder apicale und das vorwiegend basiläre Wachsthum.

Dauert das intercalare Wachsthum an einer Stelle der Blattfläche fort, erreicht es hier ein Maximum der Intensität und nimmt es von hier aus ab, so bildet sich eine sackartige Ausstülpung der Blattfläche, die als Sporn bezeichnet wird und bei vielen Blumenblättern vorkommt (Aquilegia, Dielytra).

c) Bevor die aus dem Zustand des Urmeristems heraustretenden und sich differenzirenden Gewebe ihre definitiven Formen annehmen, erfolgt in den Zellen derselben gewöhnlich noch ein rasches Wachsthum, welches nicht mehr von Zelltheilungen begleitet ist; der Umfang der Zellen nimmt dabei nicht selten um das Zehn-, ja Hundertfache und mehr zu; dieser Vorgang, der vorwiegend auf rascher Zunahme des wässerigen Saftes beruht, kann als Streckung bezeichnet werden im Gegensatz zu dem mit Zelltheilungen verbundenen Wachsthum der jüngeren Theile, das der Streckung immer vorausgeht. Auf der Streckung beruht die rasche Entfaltung der Knospentheile, die längst vorher in ihren Hauptumrissen, aber bei geringem Volumen angelegt waren. Häufig verharren die Knospen lange Zeit in

einem Ruhezustand, bis dann plötzlich eine rasche Entfaltung der schon vorhandenen Blätter und angelegten Internodien eintritt; so z. B. bei der Keimung vieler Samen, und den im Sommer gebildeten, nach langer Winterruhe im Frühling austreibenden Dauerknospen vieler Bäume (Aesculus), Zwiebeln (Tulipa) und Knollen (Crocus u. s. w.).

d) Unter Längsaxe oder Wachsthumsaxe eines Gliedes ist, wie weiter unten in einem besonderen Paragraphen gezeigt werden soll, eine Linie zu verstehen, die vom Mittelpunkt der Basis zu seinem Scheitel gedacht wird. In Richtung dieser Linie ist das gesammte Wachsthum sowohl bei Blättern wie bei Stämmen gewöhnlich am ausgiebigsten; sie sind also meist länger als breit und dick. Bei den Stämmen pflegt das Wachsthum in allen Querrichtungen ungefähr gleich zu sein, sie nehmen daher Walzenformen oder prismatische oder auch knollig rundliche Formen an; es kommt aber auch vor, dass das Längenwachsthum viel langsamer fortscheitet als das in den Querrichtungen; dann wird der Stamm kuchenförmig oder tafelförmig, wie bei vielen Zwiebeln, den Knollen von Crocus und besonders den Isoëten. Nur an Seitensprossen höherer Pflanzen mit engbegrenztem Wachsthum kommt es vor, dass die Internodien in Richtungen einer Fläche, welche die Längsaxe mit enthält, vorwiegend wachsen und so blattförmig werden, wie bei Ruscus, Xylophylla u. a.

Bei den Blättern überwiegt gewöhnlich das Wachsthum in allen Richtungen einer Fläche, welche den Stamm quer schneidet, und meist ist es symmetrisch rechts und links von einer Ebene, welche die Längsaxe des Blattes und die des Stammes zugleich enthält; die gewöhnliche Form der Blätter ist daher die dünner, symmetrisch in zwei Längshälften halbirbarer Tafeln. Doch giebt es auch cylindrische, rundlich knollige Blätter, bei denen also das Wachsthum in allen Querrichtungen senkrecht zur Blattaxe ungefähr gleich stark ist (z. B. Mesembryanthemum echinatum).

§ 22. **Haare (Trichome)** [1] nennt man bei den höheren Pflanzen die allein aus der Epidermis, d. h. aus der bleibend äusseren Zellschicht der Wurzeln, Stammtheile und Blätter entstehenden Auswüchse, mögen sie einfache, schlauchförmige Ausstülpungen, Zellreihen, Zellflächen oder Gewebekörper darstellen, mögen sie als wollige Umhüllungen junger Blätter, als wurzelartige Saugorgane (Moose), als Drüsen, Stacheln oder Sporenkapseln (Farne) physiologisch verwerthet werden.

Die Haare können aus dem Urmeristem des Vegetationspunktes, aus jungen Blättern und Seitensprossen entstehen, wenn dort schon eine bleibend äussere Zellschicht als Dermatogen abgegrenzt ist, wie bei den Phanerogamen; sie entstehen aber auch auf viel älteren Theilen, deren Gewebesysteme schon weiter differenzirt, und die im intercalaren Wachsthum begriffen sind, weil in solchen Fällen die Epidermis noch lange bildungsfähig bleibt, z. B. Spaltöffnungen erzeugt und Zelltheilungen stattfinden lässt.

Gewöhnlich entstehen die Haare, wenn sie aus dem Vegetationspunkt entspringen, nach den Blättern, d. h. entfernter vom Scheitel als die jüngsten Blätter; doch kommt es bei Phanerogamen auch vor, dass sie oberhalb der jüngsten Blätter dem Scheitel näher als diese auftreten, da die äusserste Zellschicht des Vegetationspunktes bereits als Dermatogen abgegrenzt ist (so bei Utricularia nach Pringsheim). Bei den Moosen und Gefässkryptogamen, wo die Blätter lange vor der Differenzirung der äussern Gewebeschichten sichtbar werden, zeigen sich auch die Haare erst später auf der Oberfläche des Stammes, entfernter vom Scheitel.

---

1) Rauter: zur Entwickelungsgeschichte einiger Trichomgebilde. Wien 1871. p. 33. — Vergl. auch § 15 und § 19 b.

Entstehen die Haare in der Nähe des Scheitels eines Vegetationspunktes oder an einer Zone intercalaren, basilären Wachsthums (wie die Sporangien der Hymenophyllaceen), so können sie nach einem bestimmten Stellungsgesetz angeordnet sein, was bei Haaren, die aus älteren Organen entspringen, nicht geschieht oder wenigstens nicht deutlich hervortritt.

Die Haare sind in ihrer Form immer auffallend verschieden von den Blättern und Seitensprossen derselben Pflanze, wenn sie auch zuweilen gewisse Aehnlichkeiten mit denen anderer Pflanzen haben. Meist ist die Massenentwicklung des einzelnen Haares der des erzeugenden Gliedes gegenüber verschwindend gering, selbst die Masse aller Haare eines Blattes, einer Wurzel, eines Stammes pflegt dem Gewicht derselben gegenüber ganz unbeträchtlich zu sein.

a) Die Wollhaare und Drüsenhaare in den Knospen zeichnen sich durch ein auffallend rasches Wachsthum aus, sie sind oft lange, bevor sich die Knospentheile entfalten, fertig gebildet, dann aber sterben sie meist ab; viel langsamer bilden sich die bleibenden Haare, welche während der Lebensdauer der Blätter sich erhalten und durch Mannigfaltigkeit der Formen ausgezeichnet sind; die Wurzelhaare bilden sich in beträchtlicher Entfernung vom Vegetationspunkt der Wurzel, oft 1 — 2 Cm. hinter dem Scheitel und sterben meist nach einigen Tagen oder Wochen wieder ab, so dass ältere Wurzeltheile auch annueller Pflanzen frei von lebenden Haaren sind; es hängt diess mit der Thätigkeit der Wurzeln im Boden zusammen.

Die aus den Stengeln der Laubmoose entspringenden Wurzelhaare sind durch ein langandauerndes Scheitelwachsthum und vielfach wiederholte Verzweigung ausgezeichnet; sie sind durch schiefe Querwände gegliederte Zellreihen, die in physiologischer Hinsicht das Wurzelsystem der Gefässpflanzen ersetzen. Diese Wurzelhaare der Moose sind ausserordentlich bildungsfähig und verhalten sich in mancher Hinsicht wie das Protonema, eine den Moosen eigenthümliche Propagationsform; sie erzeugen, wie dieses, Brutknospen, die, an's Licht gebracht, zu beblätterten Stengeln auswachsen; kommen die Wurzelhaare selbst auf die Oberfläche (z. B. durch Umdrehen eines Rasens), so treiben sie chlorophyllreiche Zellreihen, aus denen ebenfalls Moosknospen entstehen.

b) Die Thallophyten bilden, wenn sie aus Gewebekörpern bestehen, ebenfalls echte Haare wie die Cormophyten; wenn aber das Thallom nur aus einer Zellschicht besteht, oder gar wie bei Caulerpa u. a. nur eine Zelle ist, so kann von einer äusseren, der Epidermis entsprechenden Schicht nicht mehr die Rede sein, und somit können auch haarähnliche Auswüchse derselben nicht mehr in demselben Sinne wie bei den höhereren Pflanzen als Trichome betrachtet werden. Dennoch spricht man auch in solchen Fällen von Haaren, wenn die Auswüchse dünn und lang, chlorophyllfrei und dem sie erzeugenden Thallus sonst unähnlich sind. — Andererseits finden sich bei hochorganisirten Pflanzen Gebilde, welche sich in ihren physiologischen, z. Th. auch morphologischen Verhältnissen manchen Haarformen eng anschliessen, von echten Haaren aber dadurch verschieden sind, dass sie nicht aus einzelnen Epidermiszellen entstehen, sondern massige Auswüchse des unter der Epidermis liegenden Gewebes sind, die aber von einer Fortsetzung jener überzogen bleiben. Solche Gebilde, die man etwa durch den Ausdruck Emergenzen unterscheiden könnte, sind nach Rauter die Stacheln und »Köpfchenhaare« der Rosen, also wohl auch die der Rubusarten; ihnen schliessen sich wahrscheinlich die Warzen, Tuberkeln, Höcker auf der Oberfläche zahlreicher Früchte (z. B. den Euphorbiaceen, Ricinus) an. Den Blättern und Zweigen der Phanerogamen gleichen sie durch ihre angegebene Enstehung, den Haaren durch die spätere Anlage, durch ihr Vorkommen auf Stengeln und Blättern, und ihre unregelmässige Stellung auf diesen. — Ueber die mit den Stacheln nicht zu verwechselnden Dornen vergl. § 28.

§ 23. **Wurzeln**[1] nennt man in der botanischen Morphologie, abweichend vom populären Sprachgebrauch, nur solche Auswüchse des Pflanzenkörpers, welche sich an ihrem fortwachsenden Scheitel mit einer Gewebeschicht, der bereits § 19 beschriebenen **Wurzelhaube**, bekleiden. Die Wurzeln bilden keine Blätter oder andere exogene blattähnliche Gebilde; dagegen wachsen ihre Epidermiszellen gewöhnlich zu langen Schläuchen, den Wurzelhaaren, aus. — Der Scheitel jeder sich neu constituirenden Wurzel liegt unter der Oberfläche des Organs, aus welchem die Wurzel hervorgeht[2], gewöhnlich ist die eben entstehende Wurzel von dicken Gewebeschichten bedeckt, die sie bei weiterem Wachsthum durchbricht. Die Wurzeln sind also immer endogene Neubildungen, wodurch sie sich von allen Trichomen, Blättern und den meisten Seitensprossen unterscheiden.



Fig. 110. Längsschnitt der jungen Hauptwurzel des Embryos von Marsilia salvatrix. *ws* die Scheitelzelle, *wh'*, *wh''*, *wh'''* die noch einfachen Kappen der Wurzelhaube. — *x*, *y* die letzten Segmente des Wurzelkörpers, *i i* Intercellularräume.

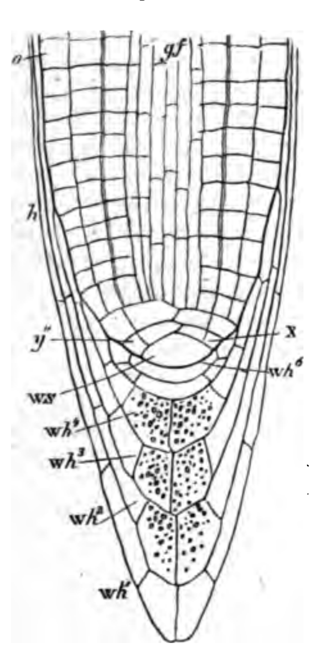


Fig. 111. Längsschnitt einer etwas älteren Hauptwurzel von Marsilia salvatrix. *ws* Scheitelzelle, $wh^1 + wh^2$ den ersten, $wh^3 + wh^4$ die zweite, wh^6 die dritte Wurzelkappe; jede Kappe ist zweischichtig geworden. — *xy* die jüngsten Segmente des Wurzelkörpers; *o* Epidermis, *gf* Fibrovasalstrang derselben. — *h* die am weitesten zurückreichenden Theile der Wurzelhaube.

Die Wurzeln kommen nur bei solchen Pflanzen vor, deren Gewebe von Fibrovasalsträngen durchzogen ist, und dementsprechend enthalten sie selbst auch immer Fibrovosalstränge; diese letzteren aber zeichnen sich vor denen des Stammes und der Blätter dadurch aus, dass die ersten Gefässe näher der Peripherie des Stranges sich bilden, worauf später weiter nach innen neue Gefässe,

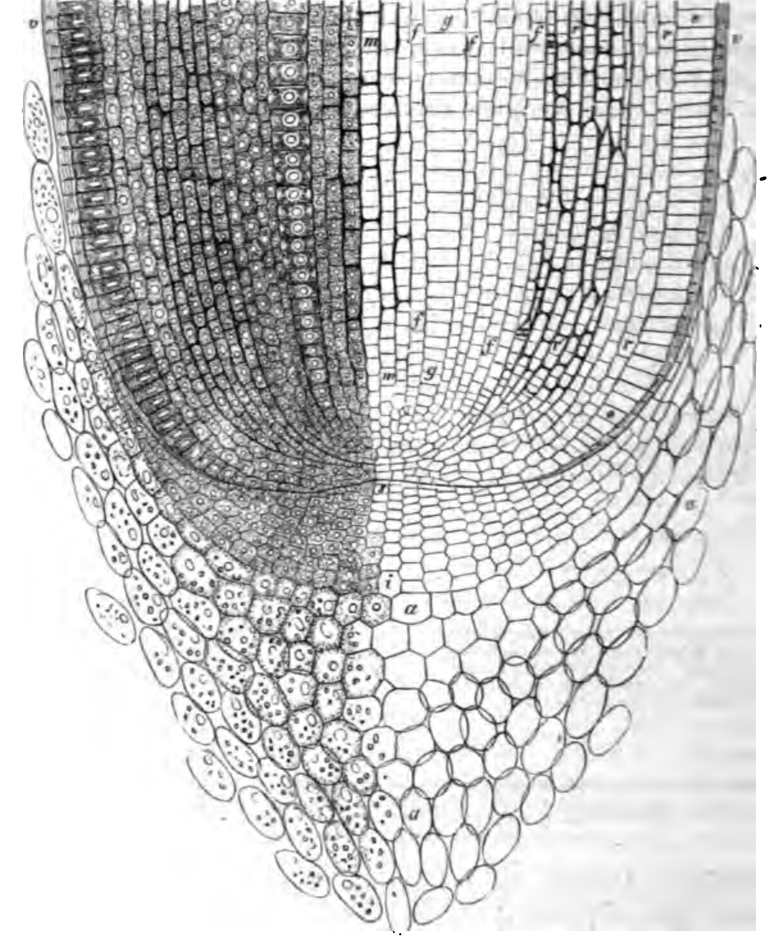
---

1 Nägeli und Leitgeb in Nägeli's Beiträgen zur wiss. Bot. Heft IV. 1867. — Hofmeister: allgem. Morphologie der Gew. Leipzig 1868. § 5. — Hanstein: bot. Abhandlungen. Bonn 1870. Heft I. — Dodel: Jahrb. f. wiss. Bot. VII. p. 149 ff. — Reinke: Wachsthumgesch. der Phanerogamenwurzel in Hanstein's bot. Untersuch. Heft III. Bonn. 1871.

2 Ich wähle diesen Ausdruck, weil er auch auf die Hauptwurzel des Embryos der Gefässkryptogamen zu passen scheint.

also bezüglich des Wurzelquerschnittes centripetal gebildet werden. Wo Baststränge vorkommen, treten dieselben in den Lücken zwischen den primären Gefässsträngen am Umfang des Fibrovasalkörpers auf (Fig. 116).

Obgleich übrigens die Wurzeln bei den Gefässpflanzen, den höheren Kryptogamen und Phanerogamen allgemein verbreitet sind, kommen doch auch in diesen Gruppen einzelne Arten vor, denen sie gänzlich fehlen; so unter den Rhizocarpeen



[illegible] Wurzelspitze von Zea Mais. — *a a* äussere, ältere Kappe der Wurzelhaube. [illegible] — *m g f* das Plerom. — *m* wird Mark, *g* Gefäss, *f* Holz. — *r r* die Rinde, [illegible] — *e e* die Epidermis, die sich am Scheitel in das Dermatogen fortsetzt. [illegible] dermis. — Die Entstehung der Wurzelhaube aus dem Dermatogen ist hier [illegible] Entdeckung gezeichnet.

der Gattung Salvinia, unter den Lycopodiaceen der Gattung Psilotum, unter den Orchideen ist Epipogum Gmelini und Corallorrhiza innata wurzellos; auch die kleine Lemna arrhiza bildet keine Wurzeln, ist aber auch ohne Gefässbündel.

Bezüglich des Orts ihrer Entstehung geniessen die Wurzeln eine ausserordentliche Freiheit; gewöhnlich wird schon eine Wurzel am jungen, aus dem

befruchteten Ei hervorgehenden Embryo gebildet (nicht bei den Orchideen); sie erscheint am Hinterende des embryonalen Stammes und mag allgemein als Hauptwurzel bezeichnet werden, gleichgiltig, ob sie schwächlich bleibt und bald abstirbt, wie bei den Kryptogamen und Monocotylen, oder ob sie kräftiger, als alle übrigen Wurzeln fortwächst, wie bei vielen Dicotylen. — Ausser dieser ersten Wurzel bildet sich aber gewöhnlich noch eine sehr grosse Zahl Nebenwurzeln oder Wurzeln schlechthin (da es tausendmal mehr Nebenwurzeln als Hauptwurzeln giebt und sie für die Pflanzen auch viel wichtiger sind als jene, ist es überflüssig sie mit einem Beinamen zu bezeichnen, wo es nicht der Gegensatz zur Hauptwurzel erfordert). Sie entstehen im Innern der Hauptwurzeln, der Nebenwurzeln, in Stämmen und Blattstielen. Die Hauptwurzel mit ihren Nebenwurzeln, oder irgend eine Wurzel mit ihren Seitenwurzeln mag als ein Wurzelsystem bezeichnet werden. Abgesehen von vielen Dicotylen mit bleibendem, stark entwickeltem Hauptwurzelsystem, entspringt die Mehrzahl der Wurzeln aus den Stämmen, besonders wenn diese kriechen, schwimmen, klettern oder Zwiebeln und Knollen bilden. Bei den Baumfarnen ist der Stamm oft ganz dicht mit einem Filz dünner Wurzeln seiner ganzen Länge nach bedeckt. Bei Farnen mit dicht gedrängten Blättern, ohne freie Stammoberfläche entspringen die Wurzeln ausschliesslich aus den Blattstielen, so z. B. bei Aspidium filix mas, Asplenium filix femina, Ceratopteris thalictroides u. a.; zuweilen bewurzeln sich Blattspreiten (Mertensia) [1]. — Wenn der Stamm deutlich ausgebildete Knoten und Internodien besitzt, so pflegen die Wurzeln aus jenen hervorzukommen, so z. B. ausschliesslich aus den Knoten bei den Equiseten, vorwiegend bei Gräsern.

Beachtet man die Natur der Gewebe, aus denen die Wurzeln entspringen, so zeigt sich, dass sie entweder aus dem Urmeristem oder aus theilweise differenzirten Gewebemassen oder endlich aus Folgemeristem, welches zwischen ganz differenzirten Schichten eingeschlossen ist, entspringen. Aus ganz indifferentem Urmeristem entstehen die Hauptwurzeln der Embryonen; nahe am Vegetationspunkt fortwachsender Wurzeln, wo deren Gewebedifferenzirung erst beginnt, entstehen wie Nägeli und Leitgeb gezeigt haben, die Seitenwurzeln der Kryptogamen, ähnlich ist es bei den Phanerogamen, aber auch Stämme können in der Nähe ihres Vegetationspunktes, wo ihr Urmeristem eben erst anfängt sich zu differenziren, Wurzeln erzeugen, so geschieht es bei den kriechenden Stämmen der Rhizocarpeen und bei Pteris aquilina; viel weiter rückwärts von den Vegetationspunkten, wo das Gewebe schon vollständig differenzirt ist, bilden sich Wurzeln aus einem Folgemeristem in älteren Stammtheilen, zumal dann, wenn Verstümmelungen stattgefunden haben oder die Umgebung dunkel und feucht wird.

Die Reihenfolge der Entstehung der Nebenwurzeln ist in den Mutterwurzeln der Kryptogamen, wo sie nahe am Scheitel der letzteren entstehen, nach Nägeli und Leitgeb eine entschieden acropetale, wahrscheinlich werden hier niemals neue Wurzeln zwischen schon vorhandenen in der Mutterwurzel angelegt. Aehn-

[1] Ein am Kissen abgeschnittenes Blatt von Phaseolus multiflorus entwickelte in Wasser gestellt aus dem Kallus am durchschnittenen Kissen ein reiches Wurzelsystem und blieb Monate lang lebendig.

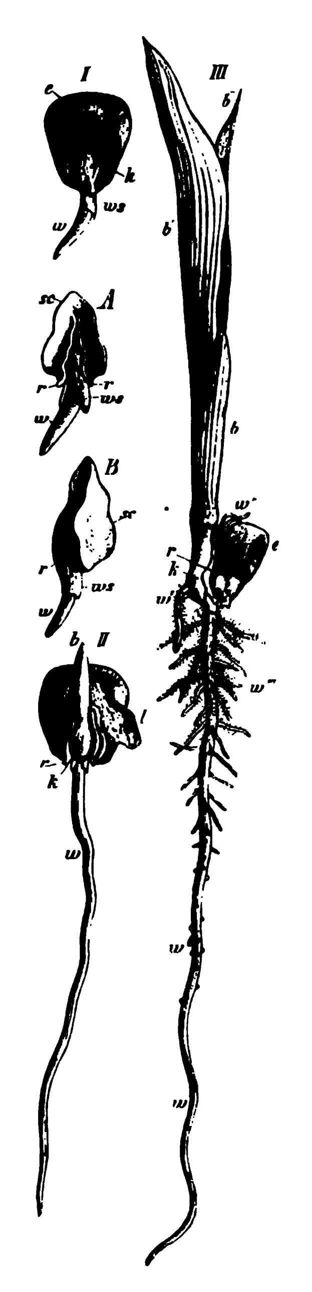


Fig. 113. Keimung von Zea Mais nach der Reihenfolge *I, II, III*. *A* u. *B* der Keim aus *I* frei präparirt, in *A* von vorn, in *B* von der Seite. — *w* die Hauptwurzel, *ws* ihre Wurzelscheide, *w'*, *w''*, *w'''*, Nebenwurzeln. *e* der mit Endosperm erfüllte Theil des Samens, *k* Keimknospe, *sc* Scutellum des Embryos, *rr* dessen klaffende Ränder; *b b' b''* die ersten Blätter der Keimpflanze (natürl. Grösse).

lich ist es wahrscheinlich immer da, wo Wurzeln im Urmeristem oder doch nahe dem Vegetationspunkt der Stämme erzeugt werden (Pilularia, Marsilia, Cereus u. s. w.). Aber auch wo sie weiter entfernt vom Scheitel entstehen, wie die Nebenwurzeln in der Hauptwurzel der Phanerogamen und in manchen Stämmen (Zea Mais u. a.), da erscheinen sie gewöhnlich in acropetaler Ordnung, aber durch spätere Störungen können Wurzeln adventiv, d. h. in unregelmässigen Stellungen, auftreten, so ganz besonders an älteren Hauptwurzeln von Dicotylen.

Die Nebenwurzeln entstehen normal auf der Aussenseite der Fibrovasalstränge; der Fibrovasalstrang der Nebenwurzel setzt sich dann an den des Mutterorgans rechtwinkelig oder fast so an, die Rinde tritt mit der des letzteren nur unvollständig, die Epidermen gar nicht in Continuität. Anders ist diess bei den Hauptwurzeln der Embryonen, die sich zeitig und meist so nahe der Oberfläche des Embryos bilden, dass gewöhnlich eine vollständige Continuität aller Gewebesysteme zwischen Stamm und Hauptwurzel ermöglicht wird; bei den Gräsern und einigen anderen Phanerogamen entsteht aber schon die erste Wurzel so tief im Innern des Embryonalkörpers, dass sie am ausgebildeten Keim des reifen Samens von einer dicken sackartigen Gewebeschicht (Fig. 114 *ws*) umkleidet ist, welche bei der Keimung durchbrochen wird (Fig. 113 *ws*); sie ist unter dem Namen Wurzelscheide (Coleorrhiza) bekannt; ähnliche Bildungen kommen auch bei den ersten Nebenwurzeln der Keimpflanzen von Allium Cepa und sonst hie und wieder vor. Sonst aber pflegen die tiefer im Gewebe entstandenen Nebenwurzeln die sie bedeckenden Gewebeschichten einfach zu durchbrechen u dann aus einem zweilippig klaffenden Sp hervorzuragen.

Die typische Form der Wurzeln ist d fadenförmig cylindrische, ihr Querschni

ist, wenn sie nicht von aussen gedrückt werden, kreisrund. Nur wenn die Wurzeln ein nachträgliches Dickenwachsthum erfahren und als Reservestoffbehälter dienen, wie bei vielen Dicotylen und manchen Monocotylen, verwandelt sich die fadenartige Grundform in die Spindelform oder in die knolliger Anschwellungen (Rüben, Wurzelknollen von Dahlia, Bryonia, Asphodelus u. a.).

Die Wurzeln bilden nur selten (z. B. bei Menyanthes) und auch dann nur geringe Quantitäten von Chlorophyll; meist sind sie ganz farblos, nicht bloss wenn sie im Boden wachsen, sondern auch im Wasser und in der Luft.

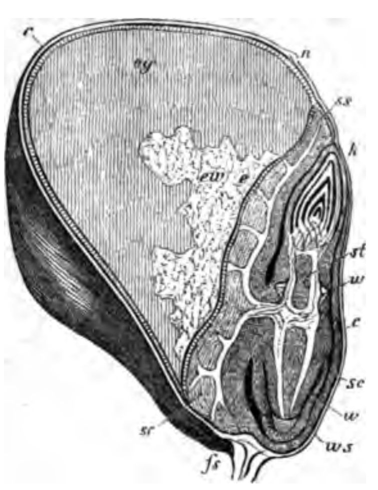


Fig. 114. Längsschnitt der Frucht von Zea Mais, ungefähr 6mal vergr. *c* Fruchtschale, *n* Ansatz der Narbe, *fs* Basis der Frucht, *eg* gelblicher fester Theil des Endosperms, *ew* weisser, lockerer Theil desselben; — *cs* Scutellum des Keimes, *ss* Spitze desselben, *e* dessen Epithel; *k* Keimknospe, *w* (unten) die Hauptwurzel, *ws* deren Wurzelscheide; *w* (oben) Nebenwurzeln aus dem ersten Internodium des Keimstengels *st* entspringend.

Ein nachträgliches basiläres Wachsthum, während scheitelwärts liegende Querschnitte schon in Dauergewebe verwandelt sind, wie bei vielen Blättern und Internodien, scheint bei den Wurzeln niemals vorzukommen, obgleich das intercalare Wachsthum hinter dem Scheitel oft lange andauert (Lycopodiaceen nach Nägeli und Leitgeb): unmittelbar hinter dem aus Urmeristem bestehenden Endstück der Wurzel tritt die Streckung der Gewebe ein, eine Einrichtung, durch welche die Verlängerung im Boden wesentlich erleichtert wird.

a) Die Hauptwurzel der meisten Phanerogamen-Embryonen macht den Eindruck, als ob sie vollständig oberflächlich wäre, als ob ihre Spitze das wirkliche Hinterende des embryonalen Stammes wäre; allein die erste Anlage ist dennoch endogen, denn das Hinterende des Embryos steht bei den Phanerogamen mit dem »Vorkeim« in Verbindung und bedeckt von diesem entsteht die Hauptwurzel; Genaueres darüber ist bei der Charakteristik der Phanerogamen (II. Buch) nach den neuesten Untersuchungen Hanstein's über die Embryobildung, mitgetheilt. — Eher könnte man an der endogenen Entstehung der Hauptwurzel der Farne und Rhizocarpeen zweifeln; wenn man aber beachtet, dass die Wurzel erst dann als solche constituirt ist, wenn die Scheitelzelle die erste Haubenkappe abgegliedert hat, so liegt auch hier der Scheitel der neuen Wurzel gleich anfangs im Innern des Embryonalgewebes (man vergl. die betreffenden Abbildungen der Farn- und Rhizocarpeen-Embryonen im II. Buch).

b) Die Entstehung von Seitenwurzeln in einer Mutterwurzel wird, wie Nägeli und Leitgeb für die Kryptogamen, Reinke für die Phanerogamen dargethan haben, in einer Gewebeschicht eingeleitet, welche als die äussere Lage der Pleroms (oder des Procambiums) zu betrachten ist und Pericambium genannt wird. Bei den Kryptogamen sind es bestimmte einzelne Zellen des Pericambiums, welche vor den Gefässsträngen liegend und in acropetaler Reihenfolge den Nebenwurzeln den Ursprung geben, indem in ihnen schiefe Theilungen auftreten, durch welche die drei rückwärts liegenden Seiten der neuen Scheitelzellen abgegrenzt werden, darauf folgt sofort eine Quertheilung, durch welche die erste Wurzelkappe der neuen Seitenwurzeln abgesondert wird. Die so constituirte, bereits mit einer Wurzelkappe versehene Scheitelzelle der Nebenwurzel bildet neue Segmente, aus denen die Haube entsteht, wie bereits § 19 bei Fig. 102 gezeigt wurde. Die Wurzeln der Lycopo-

diaceen erzeugen gar keine Seitenwurzeln, sie verzweigen sich vielmehr dichotomisch am Scheitel (Fig. 130).

Bei den Phanerogamen beginnt die Anlage einer Seitenwurzel damit, dass mehrere Zellen des Pericambiums der Mutterwurzel sich durch tangentiale Wände spalten, so dass an dieser Stelle das Pericambium zweischichtig wird (Fig. 115 *A*); die äussere Schicht constituirt sich nun sofort als Dermatogen (*d*), welches später durch tangentiale Theilungen die Wurzelkappen bildet, indem jedesmal die äussere Zellschicht, welche aus dem jungen Dermatogen hervorgeht, eine Kappe der Wurzelhaube darstellt (*C h*). Die innere, den Gefässen des Stranges der Mutterwurzel zugekehrte Zellschicht, welche aus der Spaltung des Pericambiums entsteht (*n n* in *A*), spaltet sich ebenfalls zunächst nochmals in zwei Schichen (*B*), es erfolgen weitere Längs- und Quertheilungen, durch welche das Urmeristem der jungen Wurzel angelegt wird. Dieses sondert sich bald in drei Partieen; eine basale, durch welche die junge Wurzel mit dem Gefässstrang der Mutterwurzel verbunden bleibt (*m m* in *D*) und eine vordere Gewebemasse, die sich in Pericambium und Plerom differenzirt (*D p p*). Indem die junge Wurzel sich quer zur Axe der Mutterwurzel (etwas schief abwärts) verlängert, drückt sie das Rindengewebe derselben zusammen (*D*); am längsten widersteht der Desorganisation die innerste Rindenschicht (*r* in *A*—*D*), die wenigstens anfangs dem Wachsthum der jungen Wurzel folgt und sie wie mit einer Scheide umgiebt, bis auch sie zerstört wird; endlich streckt sich die junge Wurzel und durchbricht das Rindengewebe der Mutterwurzel, indem sie ihre Spitze nach aussen schiebt.

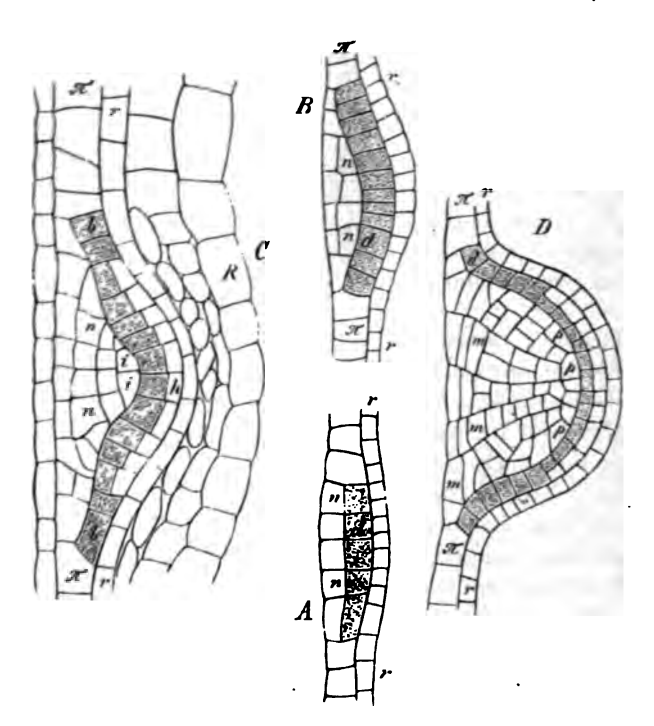


Fig. 115. Entstehung der Seitenwurzeln in einer Mutterwurzel von Trapa natans nach Reinke. — *A* das von der innersten Rindenschicht begränzte Pericambium *n* spaltet sich in Dermatogen *d* und eine innere Schicht, die bei *B* bereits nochmals getheilt ist. — *C* junge Wurzel im Gewebe der Mutterwurzel eingeschlossen; *R r* Rinde der letzteren, *n* das Pericambium der Mutterwurzel, aus welchem die Nebenwurzel entstanden ist; *h* deren erste Wurzelhaube, *d* ihr Dermatogen. — *D* weiter entwickelte Nebenwurzel, nur von der innersten Rindenschicht *r* der Mutterwurzel umgeben; *p p* ihr Periblem, in der Mitte das Plerom; *m m* Verbindungsgewebe mit der Mutterwurzel.

In den Stammgebilden entstehen die Seitenwurzeln entweder aus dem Interfascicularcambium (z. B. Impatiens parviflora dicht über der Erde am Hauptstamm), oder aus der äussersten Phloëmschicht der Fibrovasalstränge, was der häufigere Fall ist; diese Gewebeschichten verhalten sich alsdann, wie das Pericambium einer Mutterwurzel (z. B. Veronica Beccabunga, Lysimachia nummularia, Hedera Helix nach Reinke).

c) Indem die Wurzelhaube, wie schon § 19 gezeigt wurde, sich vom Wurzelscheitel her nachbildet, gehen ihre weiter nach aussen liegenden Gewebeschichten in Dauergewebe über; die Zellen behalten einfache Formen, verdicken aber ihre Wände und an den äusser-

sten Zellschichten der Haube quellen diese auf, werden gallertartig und lassen so die Wurzelspitze schlüpfrig erscheinen; endlich sterben sie und trennen sich ab. — Bei den in Luft und Erde wachsenden Wurzeln liegt die Wurzelhaube auch mit ihren älteren, am meisten rückwärts greifenden Schichten dem Wurzelkörper dicht an; bei den im Wasser schwimmenden Wurzeln der Lemnaceen, Stratiotes und einigen anderen bildet sie eine lockere, den Wurzelkörper hoch hinauf wie ein Hemd umhüllende Scheide, die nur unten am Wurzelscheitel festsitzt.

d) Es wurde schon in § 19 berührt, wie das Urmeristem der Wurzelspitze bei den Angiospermen sich in drei Schichten, das Dermatogen (primordiale Epidermis), das Periblem (primordiale Rinde) und das innere Gewebe, Plerom, differenzirt. Bei dünnen und dünn bleibenden Wurzeln, wie denen der Kryptogamen und bei vielen Phanerogamen verwandelt sich das ganze Plerom in einen axilen Fibrovasalcylinder, in welchem zwei, drei oder mehr Gefässstränge auftreten; die Gefässe bilden sich zuerst nahe der Peripherie des Stranges, an zwei, drei oder mehr Punkten des Querschnittes und dann weiter nach innen neue, bis die Gefässreihen auf dem Querschnitt in der Mitte zusammentreffen und eine diametrale Reihe, oder einen 3-, 4-, 5stachligen Stern bilden [1]. Auf der Aussenseite des Stranges, vor den primären Gefässen entstehen die Seitenwurzeln; zwischen den Gefässsträngen treten etwas später, in den peripherischen Lücken des axilen Fibrovasalstranges Bastbündel (wenn auch nicht immer) auf; bei ursprünglich dickeren Wurzeln von Phanerogamen aber differenzirt sich der axile Strang, das Plerom, nochmals; sein axiler (auf dem Querschnitt centraler) Theil wird parenchymatisch und bildet ein Mark (Fig. 116 *m*), in dem peripherischen Theil des Pleroms entstehen die Gefäss- und Baststränge. — Ist eine Wurzel im Stande, nachträglich in die Dicke zu wachsen, wie die rübenförmigen Hauptwurzeln der Dicotylen, so bildet sich in dem Verdickungsring *x* in Fig. 116 zwischen den Gefässsträngen *g* und auf der Innenseite der Bastbündel *b* ein Folgemeristem, ein echtes Cambium, das nun seinerseits sich gerade so verhält wie das Cambium eines mit nachträglichem Dickenwachsthum begabten Stammes; es erzeugt nach innen in centrifugaler Richtung Xylem, nach aussen Bast, überhaupt Phloëm. Fig. 116 zeigt in *A* den Querschnitt einer Bohnen-Hauptwurzel vor dem Beginne des Dickenwachsthums, in *B* nachdem sie einige Wochen lang in die Dicke gewachsen ist; es ist zwischen dem dünnen Mark *m* und der ursprünglichen Rinde *pr* ein vierstrahliger Holzkörper entstanden; die vier dazwischen liegenden »Markstrahlen« entsprechen den ursprünglichen Holzbündeln *gg*, die sich nicht centrifugal fortgebildet haben; die primären Bastbündel sind noch in *Bb* sichtbar; ausserdem hat aber das Cambium eine Phloëmschicht mit secundären Bastfasern *b'* erzeugt. — Auch die kräftige Hauptwurzel von Zea Mais erzeugt, wie schon die Fig. 104 in § 19 zeigt, aus dem Plerom einen Markkörper *m*, umgeben von einem fibrovasalen Hohlcylinder *x*, in welchem sich die

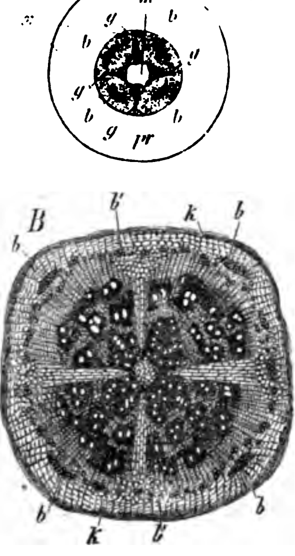


Fig. 116. Querschnitte der Hauptwurzel von Phaseolus multiflorus; schwach vergrössert. — *A* einige Centimeter über der Spitze der Wurzel, *B* höher oben von einer viel älteren Wurzel. — *pr* primäre Rinde, *m* Mark, *x* Verdickungsring; *gggg* primäre Gefässbündel, *bbbb* primäre Bastbündel; *b'* secundärer Bast; *k* Kork (vergl. den Text.

[1]) In den dünnen Keimwurzeln von Triticum und anderen Gräsern bildet sich ein scheinbar centrales (axiles) Gefäss.

Gefässe und langgestreckte Holzzellen bilden. Bastzellen sind hier nicht oder nicht so deutlich vorhanden, wie bei Phaseolus. Fig. 117 zeigt den Querschnitt der genannten Wurzel, etwas höher als der Längsschnitt in Fig. 112. Ein nachträgliches Dickenwachsthum findet hier nicht statt, es bildet sich in dem fibrovasalen Strang kein so thätiges Cambium, wie bei Phaseolus. — Es sind diess nur einige der einfacheren Fälle der Differenzirung des Wurzelgewebes, die ich hier vorwiegend der Markbildung wegen, die allerdings den dünnen Wurzeln meist fehlt, erwähnen wollte; gewöhnlich verschwindet auch in den dickeren Wurzeln, wenn sie in die Länge wachsend weiterhin dünner werden, das Mark, der Hohlcylinder von fibrovasalem Gewebe schliesst sich zu einem soliden Strang.

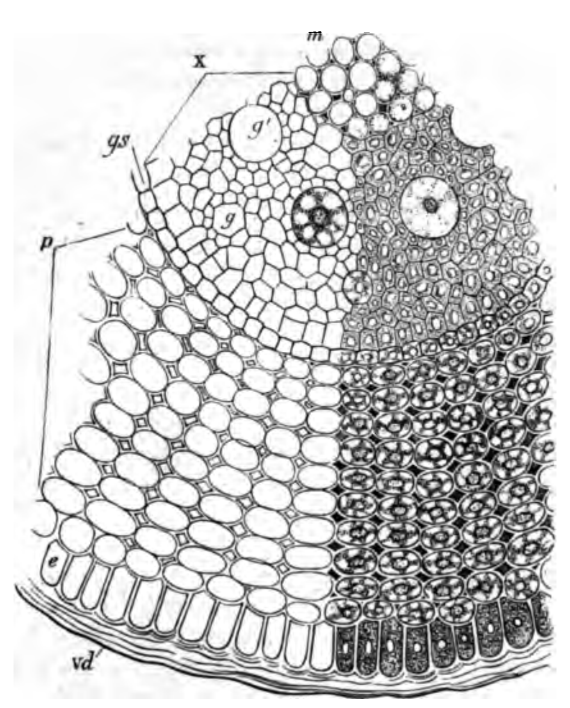


Fig. 117. Theil eines Querschnitts der Hauptwurzel von Zea Mais nicht weit oberhalb der Spitze. *e* Epidermis mit ihren stark aufgequollenen Aussenwänden *vd*; *p* die Rinde, *gs* Gefässbündelscheide, *m* Mark, *x* der Verdickungsring, in welchem die Gefässe *g g* liegen.

e) Die Wurzeln sind durch die oben genannten Merkmale von den blattbildenden Sprossen gewöhnlich scharf geschieden; dennoch kommen einzelne Uebergangsformen vor, welche zeigen, dass Wurzeln sich direct in blattbildende Sprosse umwandeln können, wie bei Neottia nidus avis, wo ältere Seitenwurzeln des Stammes ihre Wurzelhaube abstossen und unter dem Scheitel Blätter bilden (nach Reichenbach, Irmisch, Prillieux, Hofmeister), während andererseits blattbildende Sprosse aufhören Blätter zu erzeugen, wie bei manchen Hymenophyllaceen (nach Mettenius), wo solche blattlos fortwachsende Sprosse Wurzelhaare bilden und den Habitus echter Wurzeln (ob auch eine Wurzelhaube?) annehmen; echte Wurzeln fehlen diesen Arten. Bei Psilotum triquetrum haben Nägeli und Leitgeb nachgewiesen, dass die scheinbaren Wurzeln nur unterirdische Sprosse sind, die noch mehr oder minder deutliche Spuren von Blattbildung erkennen lassen, in der Gewebebildung und Funktion den echten Wurzeln gleichen, einer Wurzelhaube jedoch entbehren und, an's Licht über den Boden hervortretend, in der Weise gewöhnlicher Blattsprosse fortwachsen. Auch bei den Selaginellen haben die genannten Forscher blattlose Sprossen (Wurzelträger) nachgewiesen, die abwärts wachsend erst dann Wurzelhauben bilden, wenn sie den Boden berühren (vergl. II. Buch, Lycopodiaceen).

So treten also Uebergangsbildungen zwischen Wurzeln und Blattsprossen selbst bei den Pflanzen mit hochdifferenzirter Gliederung auf. Aber auch bei den Algen ist der Thallus oft durch Haftorgane an sein Substrat befestigt, die nach Habitus und manchen functionellen Beziehungen sich mit Wurzeln vergleichen lassen, nicht nur bei den grossen Fucaceen und Laminarien, sondern auch bei den einzelligen Vaucherien und Caulerpen. —

Mit Rücksicht auf die Begründung der am Schluss dieses Lehrbuchs dargestellten Descendenztheorie ist es von grossem Gewicht, zu wissen, dass die morphologisch und physiologisch verschiedensten Glieder durch Uebergangsformen verbunden sind, und dass

zumal bei den verzweigten Thallomen der Algen sich die Ausgangspunkte aller Differenzirungen höherer Pflanzen vorfinden. — Unterschiede, welche bei den Auszweigungen des Algenthallus nur schwach, unbestimmt und andeutungsweise auftreten, steigern sich bei den höheren Pflanzen mehr und mehr; was wir hier scharf definiren können, verschwimmt in's Unterschiedlose, wenn wir die einfacheren Thallophyten betrachten. Je mehr man es versucht, scharf definirte Begriffe für die einzelnen Formen aufzustellen, desto mehr überzeugt man sich, dass jede Definition, jede Begrenzung willkürlich ist, dass die Natur vom Unterschiedslosen schrittweise zum Verschiedenen, endlich zu Gegensätzen übergeht.

§ 24. Verschiedener Ursprung äquivalenter Glieder[1]. 1) Die verschiedenen Glieder eines Pflanzenkörpers entspringen eines aus dem anderen; das Erzeugte kann dabei dem Erzeugenden gleichartig (homogen) oder ungleichartig (heterogen) sein. Im ersten Fall pflegt man die Entstehung neuer Glieder als Verzweigung, im anderen als Neubildung zu bezeichnen. Die Wurzel verzweigt sich z. B., indem sie neue Wurzeln, ein Spross, indem er neue Sprosse, ein Thallom, indem es neue Thallombildungen erzeugt; in demselben Sinne ist es auch als Verzweigung zu betrachten, wenn ein Blatt seitliche Blattgebilde hervorbringt. Dagegen produzirt der Stamm auch Blätter, Wurzeln, Haare; Blätter erzeugen nicht selten blattbildende Sprosse, zuweilen Wurzeln, meist Haare; blattbildende Knospen können auch aus Thallomen (Moose) und aus Wurzeln entstehen. — Da nun die morphologisch ungleichartigen Glieder: Stamm, Blatt, Wurzel, Trichom, keineswegs absolut, sondern nur gradweise verschieden sind, so ist auch der Unterschied von Verzweigung und Neubildung, von homogener und heterogener Gliederung nicht als Gegensatz, sondern nur als graduell gesteigerte Differenzirung der aus einander hervorwachsenden Glieder aufzufassen.

2) Der Ursprung neuer Glieder kann durch seitliche Sprossung oder durch Dichotomie eingeleitet werden. Seitliche Sprossung findet statt, wenn das erzeugende Glied (der Axengebilde) seinem bisherigen Längenwachsthum am Scheitel folgend unterhalb desselben Auswüchse bildet, die bei ihrer ersten Anlage schwächer sind, als der über ihnen liegende Theil des Axengebildes. Die Dichotomie (selten Polytomie) dagegen wird dadurch eingeleitet, dass das bisherige Längenwachsthum am Scheitel eines Gliedes aufhört, es treten auf der Scheitelfläche dicht neben einander zwei (oder mehr) neue Scheitel auf, die sich wenigstens anfangs gleich stark und in divergirenden Richtungen entwickeln. — Die seitliche Sprossung kann Gebilde erzeugen, welche dem Axengebilde gleichartig oder ungleichartig sind; so entstehen durch seitliche Sprossung aus dem Stamme Blätter, Wurzeln, Haare, Zweige, aus dem Blatt Blättchen, Lacinien, Lappen, Haare, zuweilen blattbildende Sprosse, selbst Wurzeln; die Dichotomie dagegen erzeugt immer nur Gebilde, welche dem Erzeugenden gleichartig sind: die durch Dichotomie entstandenen Glieder oder Gabelzweige einer Wurzel sind beide Wurzeln, die eines blattbildenden Sprosses beide blattbildende Sprosse, die eines Blattes beide Blattgebilde; die Dichotomie fällt also immer unter den Begriff der Verzweigung im oben genannten engeren Sinne.

---

1) Vergl. die in den vorigen §§ genannte Literatur und ferner: H. v. Mohl, Linnaea 1837, p. 487. — Trécul in Ann. des sc. nat. 1847. Tome VIII, p. 268. — Peter-Petershausen: Beiträge zur Entwicklungsgesch. der Brutknospen. Hameln 1869. — Braun und Magnus: Verhandl. des botan. Vereins der Provinz Brandenburg 1871 (über Oaniopsis).

Die dichotomische Verzweigung ist bei den Thalluspflanzen, zumal den Algen und niederen Lebermoosen sehr verbreitet, bei den Phanerogamen kommt sie nur ausnahmsweise vor, unter den Gefässkryptogamen scheint sie bei den Farnen (z. B. den Blättern von Platycerium alcicorne) vorzukommen, die alleinige Verzweigung ist sie aber an allen Sprossen und Wurzeln der Selaginellen, Lycopodien und den Wurzeln der Isoëten. (Weiteres über seitliche Verzweigung und Dichotomie siehe am Schluss dieses § und in § 25).

3) Der Ursprung seitlicher Glieder, mögen sie dem Erzeugenden gleichartig oder ungleichartig sein, ist entweder exogen oder endogen; jenes, wenn sie durch seitliches Auswachsen einer oberflächlichen Zelle oder eines auch die äusseren Gewebeschichten umfassenden Zellencomplexes angelegt werden, wie alle Blätter und Haare und die meisten normalen blattbildenden Sprosse; endogen ist die Entstehung eines Gliedes, wenn es schon bei seiner ersten Anlage von einer Gewebeschicht des erzeugenden Gliedes bedeckt ist; so bei allen Wurzeln, sämmtlichen Seitensprossen der Equiseten und bei den Adventivknospen.

4) Seitliche Glieder irgend einer Art werden an dem sie erzeugenden Axengebilde fast immer in Mehrzahl und zwar nach und nach in Wiederholung gebildet, weil das erzeugende Gebilde einer Längsaxe nachwächst, längs welcher die Bedingungen zu gleichartigen, äquivalenten Auswüchsen sich wiederholen. Dem entsprechend erzeugt der Stamm, so lange er am Scheitel fortwächst, Blätter, Haare, oft auch Wurzeln und meist Seitensprosse in grosser Zahl nach einander; Wurzeln bilden meist nach und nach viele Seitenwurzeln, Blätter, die sich verzweigen, meist mehrere Lacinien. Hört das Scheitelwachsthum frühzeitig auf, so ist auch die Zahl der Seitenglieder beschränkt: so produzirt der kurze Hauptstamm von Welwitschia mirabilis nur zwei Blätter; bei sehr langsamem Längenwachsthum des Stammes unterbleibt zuweilen die Bildung von Seitensprossen aus ihm ganz, wie bei Isoëtes, Botrychium und Ophioglossum.

5) Ein Axengebilde kann die unter sich äquivalenten Seitenglieder so erzeugen, dass jedesmal auf einer Querzone nur eines oder aber mehrere entstehen; im ersten Falle nennt man die wiederholt gebildeten Glieder vereinzelte, im andern bilden alle auf einer Querzone entstehenden gleichartigen Glieder einen Quirl oder Wirtel. Blätter treten sehr häufig, Sprosse seltener, Wurzeln zuweilen (in den Hauptwurzeln der Phanerogamen) in Quirlen auf. — Innerhalb desselben Quirls können die Glieder gleichzeitig (simultan) entstehen, wie die Blumenblätter und Staubfäden vieler Blüthen, die Laubblattquirle vieler Phanerogamen; oder die Glieder eines Quirles sind succedan, wie die der Characeen und Salvinien. — Ein Quirl ist ein echter, wenn die Querzone des Axengebildes ursprünglich eine solche ist, wie bei den beiden letztgenannten Pflanzen und bei vielen Blüthen; unechte Quirle entstehen dagegen an Querzonen, die selbst erst durch Verschiebung der Axe und ungleichartiges Wachsthum derselben hervorgebracht werden; so bei den Equiseten, wo Blätter, Wurzeln und Sprosse aus Querzonen entstehen, die ihrerseits durch Verschiebung je dreier Stammsegmente sich bilden [1].

---

[1] Die drei Segmente eines Umlaufs stehen anfangs verschieden hoch, ordnen sich aber, wie Rees zeigte, sofort in eine Querzone, die nach aussen einen Ringwulst, die Blattanlage, bildet (vergl. II. Buch. Equiseten).

6) Unter sich gleichartige, äquivalente Seitenglieder entstehen an dem gemeinschaftlichen Axengebilde gewöhnlich in acropetaler oder basifugaler Ordnung, d. h. jedes jüngere Glied ist dem Scheitel näher, als jedes ältere; von unten nach oben zählend erhält man die Altersreihe der Glieder. Die hinreichend nahe unter dem fortwachsenden Scheitel aus dem Vegetationspunkt eines Axengebildes entstehenden Seitenglieder sind, wie es scheint, immer acropetal, die Anordnung wird aber gestört, wenn die Verlängerung am Scheitel aufhört, während am Urmeristem unter ihm noch Neubildungen stattfinden, wie in manchen Blüthen; weiter hinter dem fortwachsenden Scheitel des Axengebildes entstehende Seitenglieder sind zuweilen, nicht immer acropetal. Da die Verzweigung und Neubildung seitlicher Glieder aus dem Vegetationspunkt bei fast allen Pflanzen vorkommt und durch ihre regelmässige Wiederholung in bestimmten Punkten der fortwachsenden Axe für die Architektonik der Pflanze massgebend ist, so kann sie als die normale betrachtet werden, gegenüber der adventiven Erzeugung von Gliedern, die an älteren Theilen des Axengebildes entfernt vom Scheitel und ohne bestimmte Ordnung erfolgt; solche Neubildungen sind für die Architektonik der Pflanze gleichgiltig, überzählig (adventiv), wenn sie auch physiologisch oft sehr wichtig sind. — Adventive Sprosse entstehen meist im Inneren neben den Fibrovasalsträngen des Sprosses, Blattes oder der Wurzel, sind also endogen; daraus folgt aber nicht, dass alle endogenen Sprosse adventiv sind; die sämmtlichen Sprosse der Equiseten entstehen endogen, sind aber nicht adventiv, da sie im Urmeristem unter dem Scheitel der Muttersprosse und in ganz bestimmter Ordnung erzeugt werden; ebenso wenig sind alle Wurzeln adventiv, obgleich sie im Inneren des Stammes, der Blätter oder Wurzeln entstehen; nur wo sie an älteren Theilen auftreten, sind sie adventiv; wenn sie dicht hinter der fortwachsenden Spitze einer Mutterwurzel oder eines Stammes entstehen, sind sie streng acropetal geordnet und eben darum nicht adventiv. — Wächst ein Glied an einer basalen Zone und erzeugt es aus dieser Seitenglieder, so können sie basipetal geordnet sein, d. h. jedes jüngere Seitenglied ist der Basis näher als jedes ältere; so die Sporangien an der Columella der Hymenophyllaceen (nach Mettenius) und die Lacinien der Blätter von Myriophyllum.

7) Wenn sich bei höheren Pflanzen ein neues Individuum bildet, welches zu dauernder und selbständiger Vegetation bestimmt ist, so constituirt sich zunächst eine blätterbildende Axe, ein Spross, an welchem dann Wurzeln, Haare, Seitensprosse auftreten. Bei allen Gefässpflanzen entsteht dieser erste Spross (der Hauptstamm) unmittelbar aus dem geschlechtlich erzeugten Embryo, es scheint sogar, dass der äusserlich ungegliederte Embryo selbst schon als primäre Sprossaxe zu betrachten ist [1]; bei den Moosen dagegen verwandelt sich der geschlechtlich erzeugte Embryo in die sogen. Moosfrucht, ein Gebilde ohne Blätter, ohne Wurzeln und Zweige, das nur die Sporenbildung besorgt; dagegen constituirt sich eine neue Moospflanze dadurch, dass aus einem Zweige des algenähnlichen Protonemas ein blättertragender Spross sich bildet, der sich verzweigt und bewurzelt (mit Wurzelhaaren) und selbständig ernährt. — Der zuerst enstandene (primäre) Spross, der dann alle andern Sprosse und Wurzeln bildet, wird als Hauptspross, sein Stammtheil als Hauptstamm bezeichnet, wenn er sich stärker entwickelt als

1) Man vergl. darüber das bei den Rhizocarpeen und Angiospermen Gesagte im II. Buch.

alle seine Seitensprosse, wie bei den meisten Farnen, Cycadeen, Coniferen, Palmen und Amentaceen. Der Hauptspross erzeugt Seitensprosse erster Ordnung, diese solche von zweiter Ordnung u. s. w. — Indessen geschieht es häufig, dass Seitensprosse irgend einer Abtheilung selbständig werden, sich bewurzeln und vom Hauptspross ablösen; sie nehmen dann die Eigenthümlichkeiten des Hauptsprosses an und können ebenso wie dieser als Hauptsprosse betrachtet werden; es kommt aber sogar vor, dass der primäre Spross selbst frühzeitig verkümmert, dass aber aus ihm neue Sprossgenerationen hervorgehen, die nach und nach immer stärker werden, wie bei vielen Zwiebelpflanzen, Knollengewächsen. — Sprosse, welche sich in wenig entwickeltem Zustand von der Mutterpflanze ablösen und dann sich selbständig ernährend weiter wachsen, indem sie die Eigenthümlichkeiten des Hauptsprosses wiederholen, werden **Brutknospen** genannt; nicht selten sind es Adventivsprosse, aber auch solche von normaler Entstehung können Brutknospen werden, wie die Brutzwiebeln mancher Alliumarten.

Da über den Ursprung der Blätter, Haare und Wurzeln das Wichtigste bereits gesagt und im Einzelnen erläutert ist (§ 20, 21, 22), so erübrigt hier nur noch, etwas näher auf den verschiedenen Ursprung der blattbildenden Sprosse einzugehen.

a) **Die Entstehung blattbildender Axen aus Thallomen** (ohne Vermittlung einer Eizelle) findet sich nur bei den Moosen, besonders den Laubmoosen. Aus den



Fig. 118. Mnium hornum (50); *ww* Theile von Wurzelhaaren erwachsener Pflanzen, welche bei umgekehrter Lage eines Rasens in feuchter Luft die Protonema-Fäden *nn* getrieben haben; an diesen bilden sich die Laubknospen *KK*

Sporen derselben, aber auch aus den Wurzelhaaren und anderen Theilen entwickeln sich confervenartige, gegliederte, am Scheitel fortwachsende, aus den Gliederzellen sich verzweigende Fäden (Fig. 118 *nn*), welche oft lange Zeit selbständig sich ernährend fortwachsen und eher oder später kurze Seitenzweige, gewöhnlich an der Basis längerer Zweigfäden hervorbringen; die Scheitelzelle, die sonst immer durch Querwände Fadenglieder erzeugt, wird hier durch schiefe Wände getheilt und constituirt sich so zu einer gewöhnlich dreiseitig pyramidalen Stammscheitelzelle, deren schiefe Segmente sofort zu Blättern auswachsen, und so entstehen kurzgestielte Laubknospen (*KK* in Fig. 118), die sich alsbald durch Wurzelhaare bewurzeln und zu selbständigen Moosstämmchen heranwachsen.

b) **Aus Blättern** entstehen Laubsprosse bei vielen Farnen, zumal dann, wenn die Verzweigung des Stammes selten oder gar nicht stattfindet, wie bei Aspidium filix mas, Asplenium filix femina, Pteris aquilina u. a. Bei diesen Arten entspringen die Knospen einzeln aus den unteren Theilen der Blattstiele, mehr oder minder hoch über der Insertion. Bei anderen Formen ist es die Blattspreite (Lamina), welche meist zahlreiche Knospen

erzeugt, gewöhnlich in den Axeln der Lacinien wie bei Asplenium decussatum (Fig. 119), Aspl. Bellangeri, Aspl. caudatum, Ceratopteris thaliotroides, oder auf den Blattflächen selbst wie bei Asplenium furcatum u. a. — In allen diesen Fällen sind die blattbürtigen Knospen exogenen Ursprungs und die an den Blattstielen der zuerst genannten Arten entstehen schon frühzeitig, wenn die Blätter noch sehr jung sind, aus einzelnen Oberflächenzellen derselben[1]. — Diese Sprosse bewurzeln sich schon, wenn sie noch mit dem Mutterblatt im Zusammenhange sind, lösen sich eher oder später ab (bei Aspidium filix mas und Pteris aquilina oft erst nach Jahren, wenn sie schon bedeutend erstarkt sind und die Basis des Mutterblattes endlich abstirbt und verweset).



Fig. 119. Asplenium decussatum; mittlerer Theil eines erwachsenen Blattes, dessen Mittelrippen *st* die Lacinien *ll* trägt; an der Basis der einen ist die Knospe *K* entstanden, die auch bereits eine Wurzel getrieben hat (nat. Gr.).

Auch bei Phanerogamen kommen blattbürtige Knospen, wenn auch viel seltener, vor; am bekanntesten sind die in den Blattrandkerben von Bryophyllum calycinum häufig auftretenden; sie entstehen hier nach Hofmeister[2] schon vor völliger Entfaltung des Blattes als kleine Massen von Urparenchym in den tiefsten Stellen der Blatteinschnitte; bei der im Wasser lebenden Utricularia vulgaris entstehen nach Pringsheim[3] kümmerliche Sprosse meist in der Nähe des Winkels der Blattverzweigungen; in beiden Fällen sind diese Sprosse exogenen Ursprungs. In dieser Beziehung ist Nichts bekannt über die blattbürtigen Knospen bei Atherurus ternatus, Hyacinthus Pouzolsii (Döll, Flora von Baden. 348).

c) Die aus Wurzeln entspringenden Adventivsprosse sind immer endogen, sie entstehen in der Nähe der Fibrovasalstränge oder im Cambium; so bei Ophioglossum, Epipactis microphylla, Linaria vulgaris, Cirsium arvense, Populus tremula, Pyrus Malus (nach Hofmeister).

d) Adventivknospen entstehen ferner endogen unter besonderen Umständen aus älteren abgetrennten Blättern, Stamm- und Wurzelstücken, zumal wenn diese feucht und dunkel gehalten werden, worauf die Vermehrung vieler Pflanzen in den Gärten beruht, wie die der Begonien aus Blättern, der Marattien aus ihren dicken Nebenblättern u. s. w. Auch aus alten Stämmen von Holzpflanzen kommen zuweilen Adventivknospen in Menge zum Vorschein, besonders wenn sie über der Wurzel quer abgeschnitten sind, aus dem zwischen Rinde und Holz hervortretenden Wulst; die aus alten Stämmen von Dicotylen und Monocotylen hervorbrechenden Zweige sind aber oft nicht echte Adventivsprosse, sondern alte zurückgebliebene schlafende »Augen«, die früher als normale, exogene Axelknospen angelegt wurden, als der Stamm selbst noch im Knospenzustand sich befand; sie werden bei dem Dickenwachsthum des Stammes von der Rinde eingehüllt und führen eine kümmerliche Existenz, bis sie durch einen günstigen Zufall, z. B. die Wegnahme des Stammes über ihnen, zu kräftigem Wachsthum veranlasst werden (Hartig).

---

1 Hofmeister, Beiträge zur Kenntniss der gef. Kryptog. II. Leipzig 1857.

2 Hofmeister, Handbuch: allgem. Morphol. p. 423.

3 Pringsheim: zur Morphologie der Utricularien in Monatsber. d. k. Acad. d. Wiss. Berlin 1869.

e) Ausschliesslich aus der befruchteten Eizelle, dem Embryo, entsteht der blattbildende Spross bei der Gattung Isoëtes, der weder normale Seitenknospen aus dem Stamm, noch blattbürtige oder wurzelbürtige, noch irgend welche Adventivknospen bildet.

f) Die normale Bildung von Seitensprossen aus dem Urmeristem des Vegetationspunkts der Muttersprosse ist nur bei den Equiseten endogen, sonst immer exogen. Die Equiseten stehen in dieser Hinsicht ganz allein da im Pflanzenreich: mit Ausnahme des schwächlichen, primären Sprosses, der sich aus dem Embryo entwickelt, sind alle ihre Seitensprosse endogenen Ursprungs (Fig. 120 *K K'*); sie entwickeln sich aus einer Zelle im Inneren des Stammgewebes nahe am Vegetationspunkt, etwas später als die jüngsten Blattwülste, und durchbrechen später die Basis der älteren Blattscheiden.

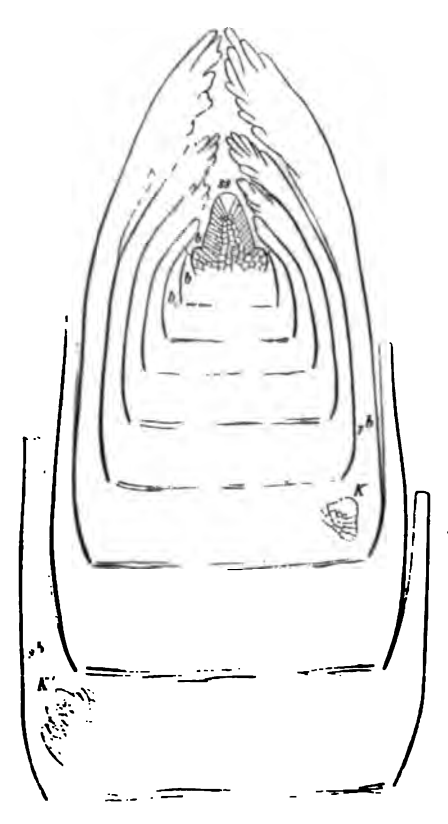


Fig. 120. Equisetum arvense; Längsschnitt einer unterirdischen Knospe im März; *ss* die Scheitelzelle des Stammes, *b* bis *sb* dessen Blätter; *K K'* zwei durch den Schnitt getroffene endogene Seitenknospen. Die jüngsten Knospenanlagen aber finden sich schon bei *b'*, und wahrscheinlich werden sie noch höher oben angelegt (50).

Mit dieser Ausnahme sind alle normalen, am Vegetationskegel oder in seiner Nähe (in der Knospe) des Muttersprosses erzeugten Seitensprosse exogen, gleich den Blättern.

g) Die normal unter dem fortwachsenden Scheitel eines Muttersprosses entstehenden Seitensprosse sind immer acropetal angeordnet, gleich den Blättern und zeigen dabei verschiedene räumliche, zeitliche und Zahlen-Beziehungen zu diesen.

α Die Zahlen-Beziehung der Seitensprosse zu den mit ihnen an derselben Axe entstehenden Blättern ist insofern verschieden, als die Zahl der ersteren der der letzteren entweder gleich oder ungleich sein kann; ist die Zahl ungleich, so pflegen an derselben Axe mehr Blätter als Zweige zu entstehen; viel mehr z. B. bei den Moosen, Farnen, Rhizocarpeen, Cycadeen und Coniferen; dabei kann ein Zweig jedesmal dann entstehen, wenn eine ganz bestimmte Zahl von Blättern sich gebildet hat, wie bei vielen Moosen und manchen Farnen, oder die Zweigbildung erfolgt, wenn das Längenwachsthum des Hauptsprosses und seine Blattbildung zeitweilig aufhört, wie bei der Gattung Abies, um später wieder anzuheben. — Wenn die Blätter in Quirlen stehen, kann die Zahl der Seitensprosse der Zahl der Quirlglieder gleich sein, wie bei den Equiseten, oder sie ist geringer, wie bei den Characeen. — Nur selten ist die Zahl der Zweige grösser als die der Blätter, wie bei manchen Mono- und Dicotylen, wo oft 2 oder viele Seitenknospen neben einander (Fig. 22) oder über einander oberhalb eines Blattes (Aristolochia sipho, Gleditschia u. a.) entspringen. — Bei den meisten Mono- und Dicotylen ist (abgesehen von den Blüthensprossen) die Zahl der Seitenzweige der der Blätter der Anlage nach gleich; gewöhnlich kommt aber nur eine viel geringere Zahl zur weiteren Entwickelung.

β Die räumliche Beziehung zwischen dem Ursprung der Blätter und normalen Seitensprosse eines gemeinsamen Muttersprosses macht sich darin geltend, dass bei jeder Pflanze, (ganzen Pflanzenklassen eine constante Anordnung zwischen Blättern und Sprossen

derart stattfindet, dass die Sprosse entweder unter, oder neben, oder über den Blättern entstehen. Unter den Blättern entstehen (nach den scharfsinnigen Untersuchungen Leitgeb's[1]) die Seitensprosse, wahrscheinlich bei allen Laubmoosen, so wie bei den Lebermoosen Radula und Lejeunia; der Spross entspringt nämlich (wie Fig. 106 *s* zeigt) aus dem unteren Theil eines Stammsegments, dessen oberer Theil zu einem Blatt ausgewachsen ist;

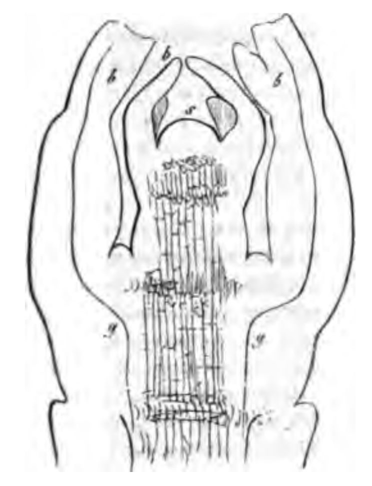


Fig. 121. Längsschnitt der Scheitelregion eines Sprosses von Clematis apiifolia; *s* Stammscheitel; *bb* Blätter; *gg* die jüngsten Züge von Spiralgefässen, aus dem Stamm ununterbrochen in die Blätter ausbiegend.

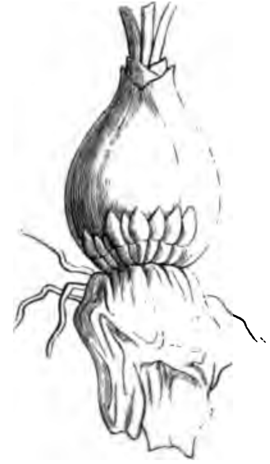


Fig. 122. Zwiebel von Muscari botrioides; eine untere Zwiebelschuppe (Blatt) ist zurückgeschlagen, um die zahlreichen in ihrer Axel neben einander stehenden Knospen zu zeigen.

bei Fontinalis unter der Mediane (symmetrisch theilenden Ebene) des Blattes, bei Sphagnum seitwärts unter der einen Blatthälfte. — An Stelle eines halben Blattes, neben der übrig bleibenden Blatthälfte entstehen die Seitensprosse nach demselben Beobachter bei vielen Lebermoosen aus der Abtheilung der Jungermannieen (Frullania, Madotheca, Mastigobryum, Jungermannia trichophylla. Leitgeb, botan. Zeitg. 1871, p. 563.) — Hält man bei den Blattscheiden der Equiseten jeden Zahn für ein Blatt, so stehen die Knospen zwischen und neben den Blättern; sie durchbrechen die Blattscheiden zwischen den Medianen der Zähne. — Bei den Charen und Mono- und Dicotylen entspringen die normalen Seitenzweige aus den Blattaxeln, d. h. oberhalb der Blätter, in dem spitzen Winkel, den das Blatt mit dem Stamm bildet (Fig. 121 und 123); gewöhnlich nur einer über der Mitte der Insertion, oder 2—3 über einander; zuweilen mehrere neben einander über der Mitte und rechts und links davon, wie in den Zwiebeln von Muscari (Fig. 122) und die Blüthen in den Deckblattaxeln der Musa-Arten. Solche Zweige werden Axelsprosse genannt; bei den Mono- und Dicotylen ist also die Verzweigung mit wenigen (und meist zweifelhaften) Ausnahmen axillär.



Fig. 123. Scheitelregion eines Hauptsprosses von Dictamus Fraxinella, von oben gesehen. *s* Scheitel des Hauptsprosses; *b, b, b* die jungen Blätter, *k, k* deren Axelknospen; die beiden jüngsten Blätter haben noch keine Axelknospen.

[1]) Leitgeb: Beitr. zur Entwickelungsgesch. d. Pflanzenorgane in Sitzungsber. der kais. Akad. d. Wiss. Wien 1868, Bd. 57 und 1869, Bd. 59, und bot. Zeitg. 1871, Nr. 34. Genaueres darüber im II. Buch: Klassen der Moose.

γ) Abgesehen von manchen Inflorescenzen bei Phanerogamen gilt in Bezug auf das Zeitverhältniss die allgemeine Regel, dass die normalen Seitensprosse später auftreten als die jüngsten Blätter[1]; so ist es bei den Characeen, den Laubmoosen (nach Leitgeb), den Equiseten, den vegetativen Sprossen und meisten Inflorescenzen der Phanerogamen, wie die Fig. 106, 107, 109, 120, 121, 123 zeigen. Bei den Moosen liegt es in der Natur der Sache, dass die jüngsten Zweige von dem Stammscheitel entfernter stehen als die jüngsten Blätter; bei den anderen genannten Gruppen wäre auch ein anderes Verhältniss denkbar, doch trifft es auch hier zu, dass die jüngsten Seitenknospen vom Scheitel fast immer entfernter sind als die jüngsten Blätter, oder mit anderen Worten: zwischen dem jüngsten Seitenspross und dem Scheitel stehen noch die jüngsten Blätter. Es ist bei axillärer Stellung der Zweige aber denkbar, dass wenn die Blattbildung aufhört, der jüngste Axelspross über dem jüngsten Blatte stehend beobachtet wird, was aber in diesem Falle nicht beweist, dass er früher entstanden sei als dieses.

Ist die Blattbildung eine sehr kümmerliche, wie in der Inflorescenz der Gräser und mancher Papilionaceen (Amorpha fruticosa), so können die Seitensprosse früher bemerklich werden als die Blätter, in deren Axeln sie stehen; dasselbe ist nach Hofmeister bei Casuarina, Dianthus, Orchis Morio und Salix (im Blüthenstand oder an vegetativen Sprossen?) der Fall. Bei den Cruciferen endlich entspringen die Blüthenaxen und Rispenzweige aus dem Hauptspross ohne vorhergehende oder nachfolgende Deckblattbildung (Fig. 124). Da nun in der weit überwiegenden Mehrzahl der Phanerogamen alle normale Auszweigung der Sprosse axillär und nach Anlage der Blätter erfolgt, so können die obengenannten Ausnahmen nach den Grundsätzen der Descendenztheorie insofern als unerheblich gelten, als hier die betreffenden Blätter (Deckblätter, Stützblätter etc.) ihre physiologische Bedeutung verlieren, nutzlos werden und endlich ganz verschwinden, und in solchen Fällen pflegt auch sonst der morphologische Charakter, der einer ganzen Pflanzengruppe eigen ist, in einzelnen Fällen alterirt zu werden.



Fig. 124. Junge Inflorescenz von Isatis taurica, von oben gesehen; s Scheitel der Inflorescenzaxe; unterhalb desselben sprossen (in viergliedrigen Quirlen) die Blüthenknospen hervor, deren jüngste noch einfache blattlose Protuberanzen sind.

δ) Schon die Thatsache, dass Seitensprosse ganz gewöhnlich entfernter von dem Stammscheitel als die jüngsten Blätter entstehen, unterscheidet sie hinlänglich von den dichotomischen Verzweigungen, die immer nothwendig über dem jüngsten Blatte auftreten müssen; aber selbst wenn die Blattbildung später bemerklich wird als die Auszweigung, wie in den Inflorescenzen der Gramineen, oder ganz unterbleibt, wie bei den Cruciferen, ist eine Verwechslung der seitlichen und dichotomischen Verzweigung nicht möglich, wenn, wie in diesen Fällen, der Vegetationskegel die jüngsten Seitenaxen hoch überragt und gradlinig fortwächst (Fig. 107, 109); noch entschiedener tritt aber der Unterschied der seitlichen Entstehung der Zweige von der Dichotomie hervor, wenn die erzeugende Stammaxe mit einer breiten flachen Scheitelfläche endigt, wie bei den jungen Blüthenköpfen der Compositen; hier sind die Seitensprosse (die Blüthen) im Verhältniss zum Muttерspross so klein, anfangs auch so weit von seinem Scheitel (dem Centrum der Scheitelzelle) entfernt, und so gleichmässig allseitig um diesen gestellt, dass gerade hier der Mutterspross sich als das selbständige Centrum aller Neubildungen zu erkennen giebt, während es im Begriff der Dichotomie liegt, dass der Mutter-

1) Hofmeister behauptet zwar das Gegentheil (Allgem. Morphologie 1868, p. 911); seitdem sind aber durch Leitgeb die Moose als Ausnahme nachgewiesen, und ich finde bei vegetativen Sprossen und vielen Inflorescenzen der Phanerogamen überall junge Blätter oberhalb der jüngsten Axelknospen.

spross als solcher aufhört und zwei wenigstens anfangs gleich starke Sprosse an seiner Statt das Längenwachsthum in divergirenden Richtungen fortsetzen.

Will man die seitliche Verzweigung aus dem Vegetationspunkt und die Dichotomie des Scheitels unter einem gemeinsamen Namen zusammenfassen, um sie so von den seitlichen Zweigbildungen aus älteren Stammtheilen, Blättern, Wurzeln zu unterscheiden, so empfiehlt sich der Ausdruck: Endverzweigung, den ich auch in der I. Aufl. dieses Buches schon in diesem Sinne verwendet habe.

§ 25. Verschiedene Entwickelungsfähigkeit der Glieder eines Verzweigungssystems[1]. Durch die Verzweigung entstehen Systeme gleichnamiger Glieder: aus einer Wurzel wird ein Wurzelsystem, aus einem Spross ein Sprosssystem; wenn ein Blatt sich verzweigt, so giebt es ein gefiedertes, gefingertes, zertheiltes, gelapptes oder ausgeschnittenes u. s. w. Blatt. — Es kommt nun darauf an, uns über die wichtigeren Formverhältnisse eines solchen Systems zu orientiren, wenn wir einstweilen nur auf die relative Grösse und Entwickelungsfähigkeit der Zweige verschiedener Ordnung Rücksicht nehmen. Wir können hierbei die adventiven Verzweigungen ganz ausser Acht lassen, denn gerade bei diesen Betrachtungen zeigt es sich deutlich, dass sie für die Architektonik des Ganzen überzählig sind; wir haben es also nur mit den am Ende eines fortwachsenden Sprosses, Blattes oder einer Wurzel auftretenden Auszweigungen, den Endverzweigungen, zu thun.

Die Endverzweigungen lassen sich nun, wie schon § 24 (sub 2) gezeigt wurde, auf zwei Grundformen zurückführen, insofern das Verzweigungssystem entweder durch Dichotomie oder durch seitliche Sprossung zu Stande kommt; wir wollen Verzweigungssysteme der ersten Art selbst als Dichotomieen, die der andern Art als Monopodien bezeichnen.

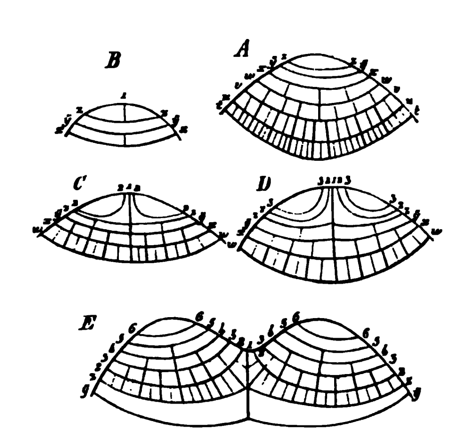


Fig. 125. Dichotomie des Thallus von Dictyota dichotoma nach Nägeli; Entwickelungsfolge nach der Reihe der Buchstaben *A*—*E*; die Buchstaben *t*—*s* bedeuten die Segmentirungen der Scheitelzelle vor ihrer Dichotomie; 1 ist die Theilungswand durch welche die Dichotomie eingeleitet wird; 2, 3, 4, 5, 6 die Segmente der neuen Scheitelzellen.

Ein dichotomisches Verzweigungssystem wird nach der in § 23 gegebenen Definition dadurch hervorgebracht, dass das Wachsthum am Scheitel in der bisherigen Richtung aufhört und sich in zwei divergirenden Richtungen an zwei neu constituirten Scheitelpunkten, welche dicht neben dem vorigen entstehen, fortsetzt, wie z. B. Fig. 125 sehr deutlich zeigt[2]. Wir wollen die beiden neu auftretenden Zweige als Gabelzweige, das sie erzeugende Glied als Fussstück (Podium) der Bifurcation bezeichnen. Es liegt in der Natur

[1] Nägeli u. Schwendener: das Mikroskop. Leipzig 1867, p. 599. — Hofmeister: allgemeine Morphologie der Gew. Leipzig 1868, § 7. — Kaufmann, bot. Zeitg. 1869. p. 886. — Kraus: medic.-phys. Societät in Erlangen. 5. Dec. 1870.

[2] Da es sich hier um strengere Anwendung des Begriffes »Wachsthumsrichtung« handelt, so vergl. man den § über Wachsthumsrichtung und Symmetrie weiter unten.

der Sache, dass jedes Fussstück nur eine Gabelung bildet; jeder Gabelzweig aber kann wieder zum Fussstück einer neuen Bifurcation werden[1].

Ein Monopodium entsteht, wenn das erzeugende Gebilde, seiner bisherigen Wachsthumsaxe folgend, an seinem Scheitel fortwächst, während unterhalb desselben seitliche gleichnamige Gebilde in acropetaler Reihenfolge hervorwachsen, deren Längsaxen zu der des erzeugenden Gliedes schief oder quer gestellt sind. Das erzeugende Glied kann, da es während der Verzweigung fortwächst, zahlreiche Seitenglieder bilden; für diese alle ist es das gemeinsame Fussstück; daher der Name Monopodium (Fig. 109, 113, 124). Jeder Seitenzweig kann sich abermals nach demselben Modus verzweigen und somit zu einem Monopodium zweiter Ordnung werden. Sowie also die Dichotomie aus zahlreichen Gabelungen, so kann ein Monopodium aus mehreren Ordnungen monopodialer Verzweigungen bestehen.

Diese Begriffsbestimmungen beziehen sich nur auf die erste Anlage der Verzweigungen, auf die Knospenzustände der Verzweigungssysteme. Nicht selten wird sowohl bei den dichotomischen wie den monopodialen Systemen auch bei dem ferneren Wachsthum der ursprüngliche Character beibehalten, indem sich bei den Dichotomieen die beiden Gabelzweige gleich stark entwickeln und gleichmässig verzweigen, bei den Monopodien die Hauptaxe immerfort stärker fortwächst, als ihre sämmtlichen Nebenaxen, sich auch reichlicher verzweigt als diese. Sehr häufig kommt es aber auch vor, dass bei einem dichotomischen Systeme einzelne Gabelzweige schwächer wachsen, oder dass bei einem monopodial angelegten System gewisse Seitenaxen bald nach ihrer Entstehung viel kräftiger fortwachsen und sich reichlicher verzweigen, als die Hauptaxe. In solchen Fällen wird der ursprüngliche Charakter des Verzweigungssystems im entwickelten Zustand mehr oder minder undeutlich, es kommt vor, dass dichotomisch angelegte Systeme später aussehen wie Monopodien und umgekehrt. Man darf also aus dem fertigen Verzweigungssystem nicht ohne Weiteres auf seine Entstehung schliessen, man kann es einem fertig entwickelten System nicht ansehen, ob es durch Dichotomie oder seitliche Auszweigung entstanden ist. Es mögen daher die wichtigsten Veränderungen, welche ein Verzweigungssystem während der Ausbildung seiner Glieder erfahren kann, hier vorläufig schematisch vereinfacht vorgeführt werden.

1) Die Ausbildung dichotomischer Systeme kann gabelig oder sympodial stattfinden; gabelig ausgebildet nenne ich das System, wenn bei jeder

1) Bei den Kryptogamen mit Scheitelzelle könnte man verlangen, dass die Dichotomie nothwendig durch Längstheilung der Scheitelzelle eingeleitet werde. Wo die Segmente durch Quertheilung entstehen, ist diess auch, wie Fig. 125 zeigt, wirklich der Fall; bei zweireihiger oder dreireihiger Segmentirung aber würde jene Forderung verlangen, dass die dichotomirende Wand von der Scheitelfläche der Scheitelzelle ausgehend den hinteren Winkel derselben halbire, also eine Lage habe, die, wie es scheint, bei der Zelltheilung überhaupt vermieden wird. Es ist jedoch denkbar, dass eine echte Dichotomie auch ohne das zu Stande kommt, wenn nämlich die alte Scheitelzelle sofort nach Entstehung einer neuen neben ihr die Richtung ihres Längenwachsthums ändert, so dass also beide Scheitel von der bisherigen Wachsthumsrichtung divergiren; die alte Scheitelzelle repräsentirt dann den Scheitel einer neuen Wachsthumsrichtung, und darauf scheint es mir bei der Unterscheidung von Dichotomie und Monopodium vorwiegend anzukommen; mutatis mutandis würde diess auch für die Phanerogamen [ohne] Scheitelzelle gelten.

Bifurcation die beiden Gabelzweige sich gleich stark ausbilden, wie in Fig. 126 *A*. — Sympodial ausgebildet ist das dichotomische System dann, wenn bei jeder Bifurcation ein Ast sich stärker als der andere entwickelt; in diesem Falle bilden die Fussstücke der consecutiven Bifurcationen scheinbar einen Hauptspross, an welchem die schwächeren Gabeläste wie seitliche Sprosse erscheinen (Fig. 126 *B*, *C*); der scheinbare Hauptspross, der factisch aus den Fussstücken consecutiver Gabelungen besteht, mag desshalb als Scheinaxe oder Sympodium [1]) bezeichnet werden; so ist bei *B* das Sympodium aus den linken Gabelästen *l*, *l*, *l*, bei *C* aus abwechselnd linken und rechten Gabelästen *l*, *r*, *l*, *r* zusammengesetzt. Ob der in *B* repräsentirte Fall, den man wegen seiner Aehnlichkeit mit gewissen monopodialen Systemen als schraubelähnliche (bostrychoide) Dichotomie bezeichnen könnte, wirklich vorkommt, ist fraglich (wahrscheinlich jedoch am Blatt von Adiantum pedatum); dagegen ist die Ausbildung wie in Fig. 126 *C* bei den Selaginellensprossen allgemein, und sie kann wegen ihrer Aehnlichkeit mit manchen monopodialen Systemen als wickelähnliche (cicinnale) Dichotomie bezeichnet werden [2]).

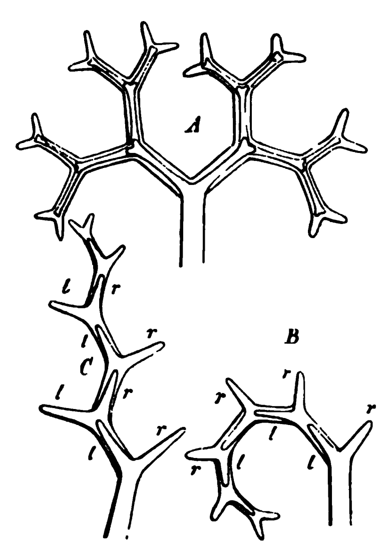


Fig. 126. Schema für die verschiedene Ausbildung einer Dichotomie; *A* eine gabelig ausgebildete, *B* eine schraubelähnliche (bostrychoide), *C* eine wickelähnliche (cicinnale) Dichotomie.

2) Ein monopodial angelegtes Verzweigungssystem kann sich racemös oder cymös ausbilden; die cymöse Ausbildung kann ihrerseits scheinbar dichotomisch (auch scheinbar polytomisch) oder sympodial sein [3]).

a) Ein racemöses System kommt zu Stande, wenn bei monopodialer Anlage der schon ursprünglich stärkere Muttterspross sich auch fortan stärker entwickelt als alle Seitensprosse, und wenn jeder Seitenspross erster Ordnung sich wieder ebenso verhält bezüglich seiner Seitensprosse zweiter Ordnung u. s. w., wie es sehr deutlich z. B. bei den Stämmen der meisten Coniferen (zumal Pinus, Araucaria u. a.) und den zertheilten Blättern der Umbelliferen hervortritt.

b) Die cymöse Ausbildung eines monopodialen Systems oder eine Cyma besteht darin, dass jeder anfangs schwächere Seitenspross frühzeitig anfängt stärker zu wachsen als der Muttterspross oberhalb seiner Ursprungsstelle und in Folge dessen auch sich stärker verzweigt als dieser, der dann gewöhnlich bald aufhört sich zu verlängern. Man unterscheidet zwei Hauptformen der Cyma, je nachdem eine Scheinaxe (Sympodium) zu Stande kommt oder nicht.

1) Abweichend von meiner Ansicht in der ersten Auflage, halte ich es jetzt doch für zweckmässiger, nur die Scheinaxe selbst, nicht das ganze Verzweigungssystem als Sympodium zu bezeichnen; so auch bei den monopodial angelegten Systemen.

2) Ueber dichotomische Inflorescenzen vergl. im II. Buch unter Phanerogamen.

3) Auch hier weiche ich von der Namengebung der ersten Aufl. ab, nicht weil jene unrichtig wäre, sondern weil so eine grössere Leichtigkeit in der Ausdrucksweise erzielt wird.

α) Wenn unterhalb des fortwachsenden Endes jedes Sprosses zwei oder drei oder mehr Seitensprosse entstehen, die sich nach verschiedenen Richtungen hin stärker entwickeln als ihr Mutterspross, der bald zu wachsen aufhört, so entsteht eine falsche Dichotomie oder Trichotomie oder Polytomie; Fig. 127 versinnlicht z. B. die Bildung einer falschen Dichotomie; der Spross I erzeugt die anfangs schwächeren, bald aber stärker wachsenden Sprosse II′ und II″, während I zu wachsen aufhört; ebenso verhält es sich mit III′ und III″. — Derartige falsche Dichotomieen, die in Blüthenständen der Phanerogamen häufig vorkommen, werden nach Schimper als Dichasien bezeichnet. — Statt zwei nach entgegengesetzten Richtungen hinauswachsender Seitenzweige können aber auch drei oder mehr in einem echten oder unechten Quirl stehende Sprosse sich stärker entwickeln als ihr Mutterspross; es entsteht dann ein schirm- oder doldenartiges System, wie es zumal in den Inflorescenzen unserer einheimischen Euphorbien typisch ausgebildet ist; ein solches System kann cymöse Dolde genannt werden.

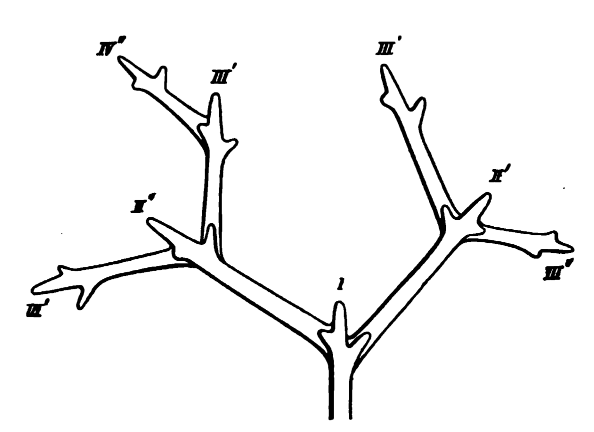


Fig. 127. Schema einer falschen Dichotomie; die römischen Zahlen bezeichnen die Ordnungen der Sprosse des Systems.

β) Die sympodiale Ausbildung monopodial angelegter Systeme kommt dann zu Stande, wenn jedesmal ein Seitenspross sich kräftiger entwickelt, als der über

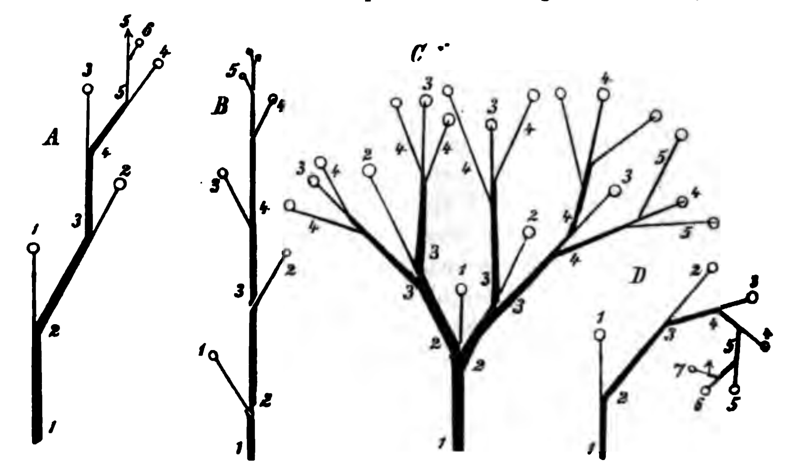


Fig. 128. Cymöse Verzweigungen schematisch dargestellt; *A*, *B* Wickel (Cicinnus), *C* Dichasium, *D* Schraubel (Bostryx). Die Ziffern bedeuten die Ordnungszahlen der aus einander hervorgehenden Seitensprosse.

seinem Ursprung liegende Theil seines Muttersprosses; wie z. B. Fig. 128 *A* zeigt, wo der Seitenspross 2, 2 kräftiger fortwächst als der Theil 2, 1 seines Mutter-

sprosses u. s. f. Gewöhnlich entwickeln sich die Stücke sämmtlicher Sprossen, die unter ihrer seitlichen Auszweigung liegen, stärker als die Endstücke, was in der Fig. durch die dickeren Linien angedeutet ist; oft sterben sogar die Endstücke (hier durch dünne Linien bezeichnet) frühzeitig ab; jene dickeren Basalstücke der verschiedenen aus einander hervorgehenden Auszweigungen pflegen sich dann in eine Flucht zu stellen, sie erscheinen als ein zusammenhängendes Ganzes, wie ein Hauptspross, an welchem die Endstücke der einzelnen Sprossgenerationen wie coordinirte Seitenzweige hängen; den scheinbaren Hauptspross des Systems nennt man das Sympodium oder die Scheinaxe. Die letztere besteht z. B. bei Fig. 128 *B* aus den Stücken zwischen 1—2, 2—3, 3—4, 4—5, die schwächeren Endstücke der resp. Zweige 1, 2, 3 . . . sind seitwärts gebogen. — Die Vergleichung der Fig. *C* mit *A* zeigt nun auch, dass zwischen einem sympodial entwickelten und einem unecht dichotomischen System nur der eine Unterschied besteht, dass bei letzterem jeder Zweig nicht bloss einen, sondern zwei stärkere Seitenzweige erzeugt; denkt man sich bei *C* immer abwechselnd links und rechts einen der Zweige unterdrückt, so entsteht die Form *A*, die sich dann leicht in die Form *B* verwandelt.

Die sympodialen Systeme treten in zweierlei Formen auf, je nachdem die sich weiter fortentwickelnden Seitensprosse, deren Basalstücke die Scheinaxe bilden, immer auf derselben Seite oder auf verschiedenen Seiten entstehen.

Findet die sympodiale Auszweigung immer nach derselben Seite hin statt, z. B. immer nach rechts, wie in Fig. 128 *D*, oder auch immer nach links, so heisst das ganze System ein Schraubel (Bostryx); entsteht dagegen jeder das System fortsetzende Zweig abwechselnd rechts und links, wie in Fig. 128 *A*, *B*, so ist das System ein Wickel oder Cicinnus. — Handelt es sich in diesen Fällen um blattbildende Sprosse mit schraubiger Anordnung der Blätter, so wird eine genauere Definition der Ausdrücke rechts und links nöthig; man denke sich dann durch die Längsaxe jedes Sprosses und die seines unmittelbaren Muttersprosses eine Ebene gelegt, die Medianebene, so steht bei dem Schraubel jede folgende Medianebene rechts oder immer links von der vorigen, dem Lauf der Blattspirale folgend: bei dem Wickel dagegen stehen die consecutiven Medianen abwechselnd rechts und links.

a) Bei den Thalluspflanzen und thallösen Lebermoosen ist die Dichotomie sehr verbreitet, es kommen aber auch monopodiale Verzweigungen in verschiedenster Entwickelung vor. Ausserordentlich deutlich und meist gabelig ausgebildet sind die Dichotomieen unter den Algen, z. B. bei den Dictyoten, Fucusarten (zumal F. serratus); bei manchen tritt Neigung zu sympodialer Ausbildung der Dichotomieen hervor, doch meist erst spät, so dass man an den Zweigenden die Dichotomie noch deutlich selbst mit unbewaffnetem Auge erkennt; ähnlich ist es unter den Lebermoosen bei den Anthoceroten, Riccien, Marchantien und Metzgerien (Fig. 129), wo die flache Ausbreitung des Thallus oder thallusähnlichen Stammes zwischen den jungen Gabelzweigen anfangs als Protuberanz (f', f'') hervortritt, die aber nicht als Fortsetzung des Sprosses betrachtet werden kann, da ihr die Scheitelzelle und der Mittelnerv fehlt; später verwischt sich diese Protuberanz wie bei f'''[1]).

---

1) Aus den oben genannten Gründen theile ich die Ansicht Kny's, dass die Verzweigung hier dichotomisch ist; man vergl. Hofmeister, allgem. Morphologie, p. 433.

Entschieden monopodiale (seitliche) Verzweigungen sind bei Fadenalgen besonders dann deutlich, wenn die Scheitelzelle unverzweigt bleibt und Seitenzweige nur aus den Gliederzellen (Segmenten des Fadens) hervorwachsen, wie bei Cladophora, Lejosia u. a. Doch kommt es auch vor, dass aus der Scheitelzelle selbst seitliche Verzweigungen hervorgehen, wie zumal Stypocaulon § 19, Fig. 98 zeigt. In andern Fällen ist die Verzweigung der Scheitelzellen dichotomisch, wie bei Coleochaete soluta (II. Buch, Algen).

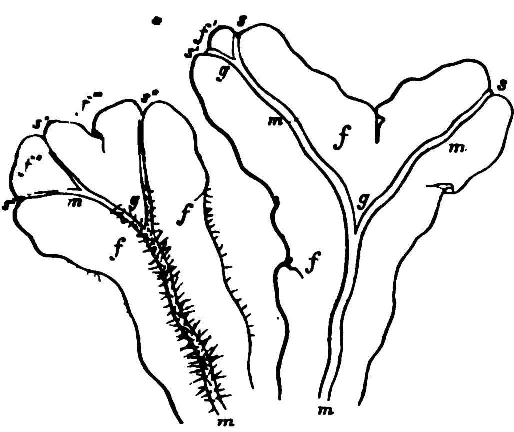


Fig. 129. Flacher dichotomisch verzweigter Thallus von Metzgeria furcata, ungefähr 15mal vergr. *m m* mehrschichtiger Mittelnerv, bei *g g* dichotomisch getheilt; *s s* Scheitelpunkte der Zweige; *f f* die flügelartigen Ausbreitungen des Thallus, aus einer Zellschicht bestehend; *f'* und *f''* die verwachsenen Flügel zwischen den Mittelnerven jüngerer Zweige. (Die linke Fig. von unten, die rechte von oben gesehen.)

b) Bei den Wurzeln der Farne, Equiseten und Rhizocarpeen (nach Nägeli und Leitgeb) sowie bei denen der Coniferen, Mono- und Dicotylen (so weit sie bekannt) ist die Verzweigung immer monopodial angelegt, und auch bei der weiteren Entwickelung bleibt die Mutterwurzel meist stärker als ihre Seitenwurzeln; diese Wurzelsysteme sind daher racemös entwickelt (Fig. 113); sehr schön tritt diess bei den aus den Hauptwurzeln hervorgehenden Wurzelsystemen der Dicotylen hervor, wenn man sie im Wasser keimen und fortwachsen lässt. — Dichotomie der Wurzel kommt nur bei den Lycopodiaceen und wahrscheinlich bei den Cycadeen vor, wo sie bei weiterer Ausbildung als Systeme von Gabelungen auftreten. Nach den neueren Untersuchungen von Nägeli und Leitgeb ist es allerdings noch fraglich, ob die Auszweigung selbst bei den Lycopodiaceen auf echter Dichotomie beruht[1]; jedenfalls entstehen aber die Wurzelzweige der Lycopodiaceen so nahe am Scheitel, und sie nehmen so zeitig den Character von gabelig entwickelten Dichotomieen an, dass man sie wohl bis auf Weiteres als solche gelten lassen darf. Es bedarf schliesslich kaum der Erwähnung, dass bei dichotomischer Verzweigung der Wurzeln die Gabelzweige anfangs von der Wurzelhaube des in der Gabelung aufgehenden Fussstückes bedeckt sind, wie Fig. 130 zeigt.

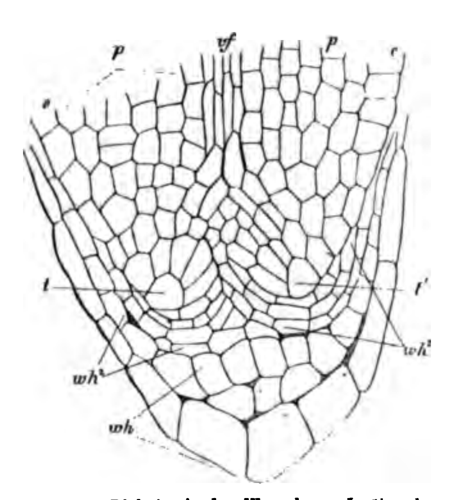


Fig. 130. Dichotomie der Wurzel von Isoëtes lacustris nach Hofmeister (100); *t t* die Scheitelzellen der Gabelzweige; *wh* die alte, vor der Gabelung gebildete Wurzelhaube; *wh²* die beiden Wurzelhauben der Gabelzweige, von jener noch bedeckt; *e* Epidermis, *p* Parenchym, *vf* Fibrovasalstrang der Wurzel.

1. Vergl. Beiträge zur wiss. Bot. von Nägeli IV. Heft, 1867. Ich würde gerade hier auf die Beziehung der Dichotomie zur Scheitelzelle weniger Gewicht legen, da die letztere bei den Lycopodiaceen kaum noch die entschiedene Bedeutung wie bei den Farnen, Equiseten und andern Kryptogamen hat, das Scheitelwachsthum, wie es scheint, mehr dem der Phanerogamen sich annähert.

c) **Blätter.** Anscheinend aus echter Dichotomie hervorgehende wiederholte Gabelungen finden sich bei den Blättern des Farnkrautes Platycerium alcicorne[1]), und nach einer älteren Angabe Hofmeister's scheint es, dass die Verzweigung der Farnblätter sogar gewöhnlich dichotomisch angelegt wird, obgleich die ausgebildeten Blätter meist einem Monopodium gleichen: an einer als Fortsetzung des Blattstiels hinlaufenden Mittelrippe sitzen zahlreiche alternirende Lappen oder secundäre Mittelrippen mit secundären Lacinien. Da diese Auszweigungen, wie es scheint, immer alterniren, nicht opponirt sind, und die Endlappen der Blätter nicht selten als gleich starke Gabelungen sich ausbilden, so kann man nach Hofmeister's Annahme derartige Blätter als sympodial (und zwar winkelähnlich) entwickelte Dichotomieen betrachten, bei denen die Mittelrippe das Sympodium, die scheinbaren Seitenzweige die schwächeren Gabeläste darstellen (wie in Fig. 126 *C*); ein Verhalten, das sich nun an den Lacinien des Blattes selbst wiederholt, wenn das Blatt ein doppelt oder mehrfach gefiedertes ist. Eine ähnliche Deutung lassen vielleicht auch die einfach gefiederten Blätter



Fig. 131. Theile einer längs durchschnittenen männlichen Blüthe von Ricinus communis; *ff* die Fussstücke der vielfach verzweigten Staubblätter, *a* deren Antheren.

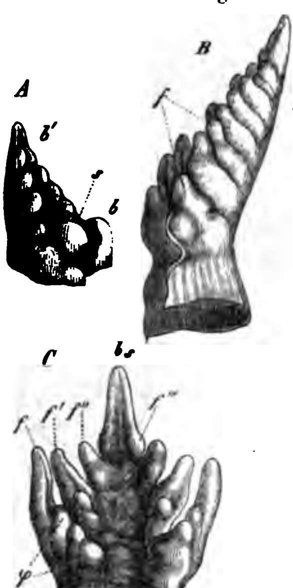


Fig. 132. Entwickelung gefiederter Umbelliferenblätter. *A*, *B* von Pastinaca sativa, *C* von Levisticum officinale. *A* die Scheitelregion des Hauptstammes, dessen Vegetationskegel bei *s*, dessen jüngstes Blatt bei *b* zu sehen ist; *b'* zweitjüngstes Blatt mit beginnender Fiederung; bei *C* ist *bs* die Blattspitze, *f*, *f'*, *f''* die Blattzweige erster, *φ* die der zweiten Ordnung.

der Cycadeen zu. — Aus frühzeitig eintretender Dichotomie und theilweise selbst Polytomie scheint nach Payer[2]) die vielfache Verzweigung der Staubblätter in den männlichen Blüthen von Ricinus hervorzugehen; die einzelnen Staubblätter erscheinen als rundliche Protuberanzen der Blüthenaxe, und jede derselben bildet sofort zwei oder mehr rundliche Protuberanzen auf ihrer Oberfläche, auf denen sich dasselbe wiederholt; im entwickelten Zustand erscheinen die Staubblätter (Fig. 131) auf langen Stielen dichotomisch oder dreifach getheilt, die Gabelungen ziemlich ungleichmässig entwickelt.

1) Der Blattstiel von Adianthum pedatum theilt sich oben in zwei gleichstarke Gabeläste, deren jeder einen offenbar aus Dichotomie hervorgehenden Schraubel von Verzweigungen bildet; die schwächeren Gabelzweige des Schraubels stehen aufwärts und bilden je eine Mittelrippe mit zahlreichen Fiederblättchen, also wahrscheinlich einen aus weiterer Dichotomie hervorgegangenen Wickel. Es ist diess eine der schönsten Blattformen, deren Entwickelungsgeschichte von ganz besonderem Interesse wäre.

2) Payer: Organogenie de la fleur. Tab. 108.

Auf monopodial angelegter Auszweigung beruht dagegen die Form der gefiederten, gelappten, getheilten, geschlitzten, gezähnten Laubblätter der Mono- und Dicotyledonen[1]. Das Blatt erscheint am Vegetationskegel als rundliche, sich rasch muschelartig verbreiternde Protuberanz (*b* in *A* Fig. 132), die an ihrem Scheitel rüstig fortwächst, unterhalb desselben aber an der rechten und linken Kante in acropetaler Ordnung seitliche Protuberanzen hervortreten lässt, die ebenfalls am Scheitel fortwachsend (*f*), auch ihrerseits wieder seitliche Protuberanzen zweiter Ordnung (φ) erzeugen; je nach dem Verhältniss der Flächenbildung in den Blättern erscheinen später diese Protuberanzen als Lappen einer einheitlichen Fläche oder als scharf gesonderte Fliederblättchen.

Wenn an dem mittleren Theil des Blattes nach und nach zwei Reihen seitlicher Auszweigungen entstehen, so bleiben diese gewöhnlich schwächer als jener, auch ihre seitlichen Auszweigungen sind minder zahlreich und schwächer; die Ausbildung solcher monopodial angelegter Verzweigungssysteme von Blättern ist also racemös. Die Ausbildung kann aber auch cymös werden und selbst zur Bildung von Sympodien führen, zumal dann, wenn rechts und links am Blatt nur eine Auszweigung entsteht. So ist es z. B. bei den Blättern von Helleborus, Rubus und mehreren Aroideen, wie Sauromatum und Amorphophallus. Die Fig. 133 zeigt in *A* ein schwächliches Blatt der letztgenannten Pflanze mit nur je einer Auszweigung auf jeder Seite; entwickeln sich die Blätter aber kräftiger, wie *B* zeigt, so bildet jeder Seitenlappen 2, 2 auf der Aussenseite wieder einen Lappen dritter Ordnung 3, 3, der einen solchen vierter Ordnung 4, 4 u. s. w. erzeugt. Nach den im § oben gegebenen allgemeinen Begriffsbestimmungen ist nun die erste Auszweigung des Blattes 1 mit 2, 2 ein Dichasium; jeder Zweig des Dichasiums aber entwickelt sich einseitig weiter, indem immer nur auf der rechten oder nur auf der linken Seite neue Auszweigungen entstehen, 3 aus 2 und 4 aus 3; jeder Seitenzweig erzeugt also ein sympodiales System und zwar einen Schraubel (Bostryx).

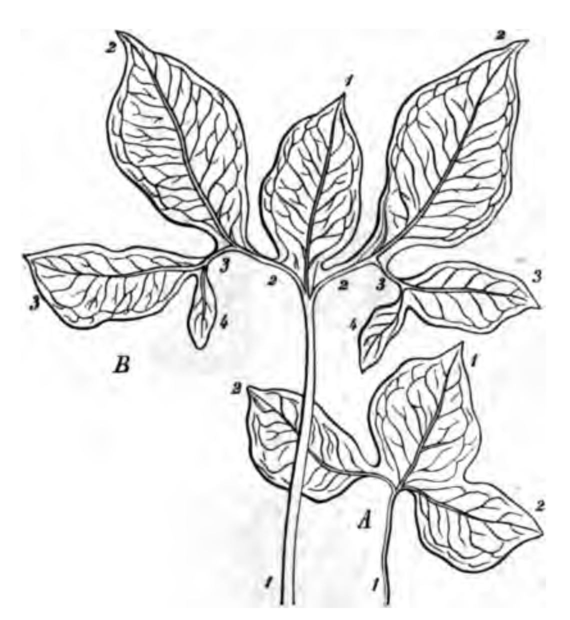


Fig. 133. Blätter von Amorphophallus belbosus; *A* ein solches mit einmaliger, *B* eines mit dreimaliger Auszweigung der Lamina.

Denkt man sich nun die sympodial verbundenen Fussstücke 2, 3, 4 an beiden Seitensprossen sehr verkürzt, so dass die Basen der Lappen 2, 3, 4 dicht an die Basis der Lamina kommen, so scheinen dann sämmtliche Blattlappen aus einem Punkt zu entspringen, und das Blatt wird ein handförmiges oder gefingertes (Folium digitatum) genannt. Doch scheint es, als ob solche Blätter auch dadurch zu Stande kämen, dass aus dem breiten Ende des jungen Blattes selbst erst ein Mittellappen und dann rechts und links abwärts und innen zusammenschliessend neue seitliche Lappen sich bilden, die also ihrer Entstehung nach coordinirt sind, wie bei Lupinus nach Payer's Abbildungen (organogenie de la fleur. Fol. 104);

1) Was zuerst ausführlich von Nägeli (in pflanzenphys. Unters. von Nägeli und Cramer, Heft II) an den Blättern von Aralia spinosa dargethan wurde.

bleiben dann die Lappen unter sich verbunden, oder treten sie gleich als eine continuirliche Lamelle hervor, so giebt es ein schildförmiges Blatt (Folium peltatum) [1]. Ausführlicher auf diese Verhältnisse einzugehen, ist ohne zahlreiche Abbildungen, die hier keinen Platz finden können, unmöglich. Dagegen mag Fig. 134 noch schliesslich die Entstehuug der viertheiligen Lamina des Blattes von Marsilia Drummondi nach den Untersuchungen J. Hanstein's [2] erläutern. Das Blatt entsteht hier aus einer Zelle des Vegetationskegels des Stammes, welche als Blattscheitelzelle zwei Segmentreihen erzeugt, aus denen die rechte und linke Blatthälfte sich aufbaut. So entsteht zunächst ein am Scheitel fortwachsender, dem Stamme zu gekrümmter breiter Kegel, der künftige Blattstiel (*AB*). Hat dieser eine gewisse Höhe erreicht, so verbreitet er sich nach rechts und links, unterhalb der noch fortwachsenden Spitze *bs* in *D* entsteht beiderseits eine Protuberanz *stb*; während nun die letzteren (ohne Scheitelzelle, sich weiter vorwölben (*C*, *stb*), hört das Scheitelwachsthum des Blattes auf (*C*, *bs*), die Scheitelzelle verschwindet, und bald erheben sich neben dem Scheitelpunkt zwei gleichstarke Auswüchse, die sich gleich den früheren seitlichen nun stark vergrössern und zu breiten Blattlappen auswachsen; es entsteht also eine viertheilige Spreite am Ende des Blattstiels, deren seitliche Lappen durch seitliche Sprossung, deren mittlere aber durch Dichotomie entstanden sind. Die vier Lappen bleiben bei weiterer Ausbildung an ihrer Basis schmal, sich am freien Rande stark verbreiternd, und da der Blatttheil, aus welchem sie entstehen, kurz und schmal bleibt, so scheinen sie am fertigen Blatt aus einem Punkte, dem Ende des Stiels, zu entspringen.

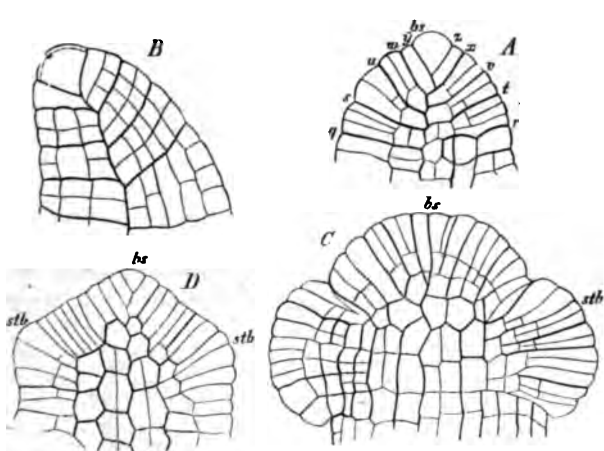


Fig. 134. Entwickelung des Blattes von Marsilia Drummondi nach J. Hanstein; *A*, *C*, *D* von der Innenfläche gesehen, *B* Längsdurchschnitt senkrecht auf *A*. *bs* Blattscheitel, *q*—*z* die Segmente der Scheitelzelle. *stb* die seitlichen Lappen der Lamina in frühester Jugend.

d) Verzweigungssystem blattbildender Sprosse. Auf Dichotomie beruht die Verzweigung des Stammes der Lycopodiaceen. Bei Psilotum triquetrum bilden sich alle Gabeläste gleichmässig aus, es ist die regelmässigst entwickelte Dichotomie, die sich bei Gefässpflanzen findet; viel unregelmässiger ist die Ausbildung bei den Lycopodien, aber doch immer so, dass die Gabelung überall deutlich hervortritt; bei den Selaginellen dagegen ist sie meist nur an den jüngsten Zweigenden noch kenntlich, da sich die Gabeläste sympodial und zwar nach Art von Wickeln ausbilden; es geschieht diess oft so (z. B. bei S. flabellata), dass der Gesammtumriss eines aus zahlreichen Bifurcationen bestehenden Astes eine Form annimmt, die einem vielfach gefiederten Farnblatt ähnlich ist; der Anfänger, der sich die verschiedene Entwickelungsweise eines aus dichotomischer Anlage hervorgehenden Systems, zumal die Entstehung sympodialer Formen aus Dichotomieen klar machen will, kann keine geeigneteren Studienobjecte finden, als die Selaginellen, die in allen Warmhäusern cultivirt werden. Ueber die Verzweigung des Stammes der Farne und Rhizocarpeen sind die betreffenden Klassen im II. Buch zu vergleichen.

---

1) Man vergl. ferner: Trécul, Formation des feuilles in Ann. des sc. nat. 1853, T. XX, und Payer, l. c. p. 403. — Entwickelung der Blattgestalten, Jena 1846.

2) Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. IV.

Monopodial angelegt ist die Verzweigung immer bei den Stämmen der Characeen, Equiseten, Coniferen, hier auch immer racemös entwickelt; die ebenfalls aus monopodialer Anlage hervorgehenden Zweigsysteme der Laubmoose sind zuweilen sympodial entwickelt (Innovationen acrocarper Moose unter der Blüthe), oft sehr unregelmässig, zuweilen aber auch so, dass reichgliederige Sprosssysteme bei racemöser Ausbildung bestimmte Umrisse wie vielfach gefiederte Blätter annehmen (Hylocomium, Thuidium u. a.).

Die Verzweigung der Mono- und Dicotylen ist der Anlage nach immer monopodial, die Ausbildung der Systeme aber ausserordentlich mannigfaltig; besonders können an derselben Pflanze, demselben Verzweigungssysteme, verschiedene Formen, racemöse und cymöse, auftreten. Sehr augenfällig und in mannigfaltiger Art machen sich gewöhnlich die Eigenthümlichkeiten der verschiedenen Ausbildungsformen in den Inflorescenzen geltend, und da hier die Aufmerksamkeit der Botaniker schon seit längerer Zeit der Sache gewidmet war, sind sie nicht nur für die Pflanzenbeschreibung vielfach verwendet, sondern auch mit Namen belegt worden, denen die hier im allgemeinerem Sinne verwendeten z. Th. entlehnt sind. Eine speciellere Charakteristik der Verzweigungssysteme, welche man bei den Blüthenpflanzen Inflorescenzen oder Blüthenstände nennt, folgt bei der allgemeinen Betrachtung der Angiospermen im II. Buch; hier sei einstweilen darauf hingewiesen, dass die als Aehre, Traube, Rispe bezeichneten Formen besonders deutliche Beispiele der racemösen Entwickelung, die als Dichasien, cymöse Dolden (bei Euphorbien), als Wickel und Schraubel bezeichneten als Beispiele cymöser Entwickelung monopodial angelegter Verzweigungssysteme gelten können.

Dieselben Gesichtspunkte der Beurtheilung gelten aber auch für die gesammte übrige (vegetative) Verzweigung der Blüthenpflanzen. Die Sympodienbildung wird nicht selten dadurch veranlasst, dass die Gipfeltheile oder Endknospen der Sprosse verkümmern, während die nächste Seitenknospe sich um so stärker und als scheinbare Fortsetzung des Muttersprosses entwickelt, wie bei Robinia, Corylus, Cercis und vielen anderen; bei der Linde ist selbst der Hauptstamm ein auf diese Art gebildetes Sympodium. — Wenn die oberirdischen blüthentragenden Sprosse jährlich absterben, die unterirdischen Theile aber lebendig bleiben, so entstehen zuweilen unterirdische Sympodien, welche aus verhältnissmässig kurzen, aber dicken Basalstücken zahlreicher und grosser, längst abgestorbener Sprosse zusammengesetzt sind. So ist es z. B. bei Polygonatum multiflorum, dessen unterirdischer Stamm unter dem Namen Salomonssiegel bekannt ist. Fig. 135 stellt das vordere Stück eines solchen mit Weglassung der in acht früheren Jahrgängen erzeugten Glieder dar. Der mit der Jahreszahl 1866 bezeichnete Stumpf *b* ist das untere Stück des aufrechten, ober-

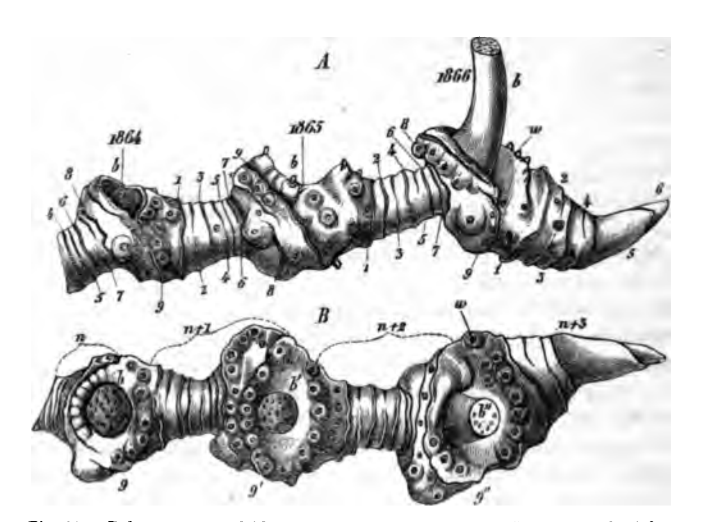


Fig. 135. Polygonatum multiflorum, ein vorderes, aus vier Jahrgängen bestehendes Stück eines viel längeren Rhizoms. *A* im Profil, *B* von oben gesehen; die sämmtlichen Adventivwurzeln sind abgeschnitten, ihre Stellung an den rundlichen Warzen kenntlich. Die Zahlen 1861, 1865, 1866 bezeichnen die Jahre, in denen die betreffenden Stücke des Sympodiums zugewachsen sind.

irdischen, Laubblätter und seitliche Blüthen tragenden Sprosses, der im genannten Jahr vorhanden war; dieser Spross ist aber selbst nur der Gipfeltheil; sein viel dickeres Basalstück ist in der Oberansicht *B* mit *n* + 2 bezeichnet; der dünnere Gipfeltheil stirbt im Herbst ab und bei *b*, *b* unter den Jahreszahlen 1864, 1865 sind die Narben, welche nach Ablösung der früheren ähnlichen Gipfelstücke zurückblieben, zu sehen. Das hier vorliegende Stück des Sympodiums besteht also aus den drei Basalstücken *n*, *n* + 1, *n* + 2, dreier Sprosse, deren jeder in dem bezeichneten Jahr seinen Laubblätter und Blüthen tragenden Gipfel oberirdisch entfaltet hat; ebenso wird sich nun die Knospe *n* + 3 weiter entwickeln; sie entspringt aus der Axel des Blattes, dessen Narbe (Insertion) mit 9″ bezeichnet ist; das Basalstück des daraus hervorgehenden Sprosses wird ein neues Stück zu dem Sympodium hinzufügen, der Gipfeltheil sich aufwärts wenden und Laub und Blüthen entwickeln, um dann abzusterben. So wie *n* + 3 aus einer Blattaxel als Seitenspross von *n* + 2, so ist auch dieses aus *n* entstanden. — Jeder dieser Sprosse hat an seinem Basalstück neun häutige, farblose Schuppenblätter (Niederblätter) erzeugt, die bei *n* + 3 noch zum Theil erhalten sind, während bei *n*, *n* + 1, *n* + 2 nur noch ihre Narben gesehen werden; die Zahlen 1 bis 9 bezeichnen dieselben in jedem Jahrgang. Jedesmal in der Axel des neunten und letzten Niederblattes ist der neue Seitenspross entstanden, dessen folgende Blätter dann Laubblätter auf dünnen, gestreckten Internodien sind, während die Internodien des Basalstückes zwischen den häutigen Niederblättern kurz und dick werden. Die Blätter stehen an den Basalstücken zweireihig, rechts und links alternirend, wie man auch an ihren Narben noch erkennt; nennt man die Stellung des neunten Blattes des Gliedes *n* links, so steht das des Gliedes *n* + 1 rechts, das des Gliedes *n* + 2 wieder links; die Sprosse, welche das Sympodium fortsetzen, stehen also ebenfalls abwechselnd links und rechts, und somit ist das Sympodium hier ein Wickel (Cicinnus).

Es leuchtet ein, dass die Wachsthumsverhältnisse ganz dieselben bleiben würden, wenn am Schluss jeder Vegetationsperiode, nachdem die Knospe für das nächste Jahr hinreichend erstarkt ist, der ganze Spross sammt seinem Basalstück abstürbe und durch Verwesung zerstört würde; dann würde sich zwar kein Sympodium bilden, aber die Entwickelung der unterirdischen Knospen wäre dennoch eine sympodiale. So ist es z. B. bei unseren einheimischen, knollenbildenden Ophrydeen, nur mit dem Unterschied, dass wenn hier ein Sympodium wirklich zu Stande käme, es ein Schraubel sein würde; ähnlich, aber etwas verwickelter sind diese Verhältnisse bei Colchicum.

Die Erläuterung derartiger Wachsthumsverhältnisse erfordert, wie das obige Beispiel zeigt, viel Raum, ich verweise daher auf die unten genannten Arbeiten von Irmisch[1]. Wo bei den Mono- und Dicotylen die Blätter deutlich entwickelt sind, und diess ist nur bei manchen Inflorescenzen nicht der Fall, da ist es fast immer leicht, über die wahre Natur eines Verzweigungssystems auch ohne mikroskopische Beobachtungen in's Reine zu kommen, weil, mit Ausnahme weniger Fälle, die Verzweigung axillär ist; die Stellung der Blätter giebt dann z. B. Aufschluss darüber, was bei sympodialen Scheinaxen Mutterspross und Seitenspross ist; doch kommen zuweilen auch Verschiebungen (z. B. bei den Solaneen) vor, die zu Irrthümern führen könnten, wenn man nicht auf die frühesten Entwickelungszustände zurückgeht.

§ 26. **Stellungsverhältnisse seitlicher Glieder an gemeinsamer Axe**[2]. Um die hier zu betrachtenden Thatsachen auf einfache und klare

---

1) Irmisch: Knollen und Zwiebelgewächse. Berlin 1850. — Biologie und Morphologie der Orchideen. Leipzig 1853. — Beiträge zur Morphologie der Pflanzen. Halle 1854, 1856. — Dessen Aufsätze in der Botan. Zeitung und in der Regensburger »Flora«.

2) Röper, Linnaea 1827, p. 84. — Schimper-Braun, Flora 1835, p. 145, 737, 748. — Bravais, Ann. des sc. nat. 1837, T. VII, p. 42, 193. — Wichura, Flora 1844, p. 161. — Sendtner, Flora 1847, p. 201, 217. — Brongniart, Flora 1849, p. 25. — Braun, Jahrb. f. wiss. Bot. I. 1858,

Ausdrücke zu bringen, ist es nöthig, uns vorläufig über den Gebrauch einiger Kunstausdrücke und geometrischer Hilfsvorstellungen zu verständigen.

Mit der Bezeichnung Axengebilde oder Axe ist im Folgenden, wenn es nicht ausdrücklich anders gesagt wird, jedes an seinem Scheitel fortwachsende Glied zu verstehen, welches Seitenglieder hervorbringt; also eine Mutterwurzel mit ihren Seitenwurzeln, ein Stamm mit seinen Blättern, eine Blattmittelrippe mit ihren Blättchen, Lacinien, Lappen, oder ein Thallusspross mit seinen seitlichen Auswüchsen.

Treten aus einer Querzone der Axe zwei oder mehr gleichartige Seitenglieder nach verschiedenen Richtungen hervor, so werden sie als Quirl zusammengefasst; ein echter Quirl entsteht, wenn die ihn erzeugende Querzone der Axe schon ihrer ursprünglichen Anlage nach eine solche ist (Fig. 136); ein unechter oder Scheinquirl entsteht, wenn die Querzone durch Verschiebung der Axentheile entsteht, oder wenn dicht beisammen entstandene Seitenglieder durch nachträgliche ungleichmässige Streckung der Axe so aus einander gerückt werden, dass sie im fertigen Zustand auf bestimmte Querzonen vertheilt erscheinen. — Simultane Quirle sind solche, deren Glieder oder Strahlen gleichzeitig auftreten (Fig. 136); succedane Quirle entstehen, wenn nach und nach an einer Querzone die Glieder hervorwachsen, entweder von einem Punkte der Peripherie aus nach rechts und links fortschreitend, wie bei Fig. 137 und bei den echten Blattquirlen der Charen, oder in anderer Ordnung wie bei den echten Blattquirlen der Salvinia (siehe unten) und bei den drei- und fünfgliedrigen Blüthenkelchen der meisten Phanerogamen.

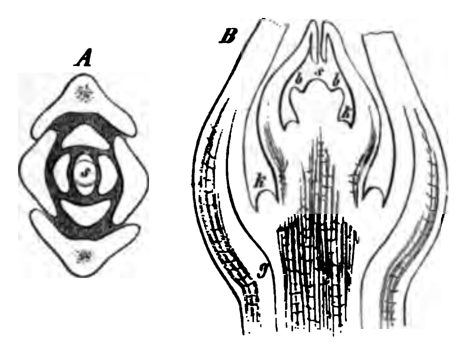


Fig. 136. Scheitelregion eines Sprosses von Coriaria myrtifolia, in *A* im Querschnitt, *B* im Längsschnitt, *s* Stammscheitel, *b*, *b* Blätter, gepaart d. h. in zweigliedrigen decussirten Quirlen; *k* Axelknospen, *g* jüngste Gefässe.

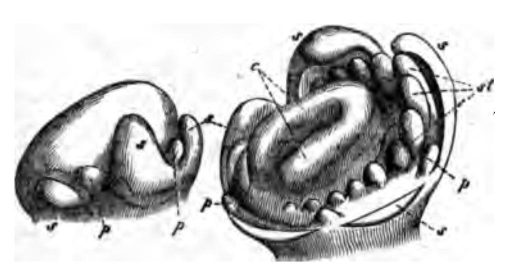


Fig. 137. Entwickelung der Blüthe von Reseda odorata nach Payer, links eine jüngere, rechts eine ältere Knospe, an letzterer die vorderen Kelchblätter *s* weggeschnitten, die hinteren erhalten; *p p* Blumenblätter, *st* Staubblätter, hinten schon gross, vorn noch nicht angelegt; *c* das Carpell (Fruchtanlage).

Vereinzelte oder zerstreute Stellung findet dagegen statt, wenn jedes Glied auf einer anderen Querzone der Axe steht.

Denkt man sich die Oberfläche eines Axengebildes (die zuweilen eine ganz ideale ist, wie bei Aspidium filix mas u. a.) continuirlich durch die Basis der

---

p. 307. — Irmisch, Flora 1851, p. 81, 497. — Hanstein, Flora 1857, p. 407. — Schimper, ibid. p. 680. — Buchenau, Flora 1860, p. 448. — Stenzel, Flora 1860, p. 45. — Zahlreiche Aufsätze von Wydler, z. B. Linnaea 1843, p. 153, Flora 1844, 1850, 1851, 1857, 1859, 1860, 1863 und anderwärts. — Hofmeister: Allgemeine Morphologie der Gewebe. Leipzig 1868, § 8 u. 9.

Seitenglieder fortgesetzt, so ist der Durchschnitt die Insertionsfläche derselben; ein in dieser gedachter Punkt ist als ihr organisches Centrum zu betrachten, obgleich er gewöhnlich nicht ihrem geometrischen Mittelpunkt entspricht; dieser Punkt mag der Insertionspunkt heissen (vergl. § 27).

Eine Ebene, welche ein Seitenglied symmetrisch halbirt, oder doch in zwei einander gleichartige Hälften theilt (§ 28), und die Wachsthumsaxe des Seitengliedes sowie die des Axengliedes enthält, geht durch den Insertionspunkt und heisst die Mediane des betreffenden Seitengliedes.

Sind Glieder an verschiedenen Höhen der Axe so geordnet, dass ihre Medianen zusammenfallen, so bilden sie eine gerade Reihe oder Orthostiche; gewöhnlich finden sich an einem Axengebilde zwei, drei oder mehr Orthostichen. Sind gar keine Orthostichen vorhanden, d. h. schneiden sich die Medianen sämmtlicher Glieder an einer Axe, so sind diese ausweichend angeordnet.

Die Grösse des Winkels, den die Medianen zweier Glieder derselben Axe einschliessen, ist ihre Divergenz; sie wird entweder in Graden ausgedrückt oder als Bruchtheil des Axenumfanges, den man sich dann als Kreis denkt, was er gewöhnlich thatsächlich nicht ist. — Um die Divergenzen leicht zu veranschaulichen, kann man sie auf die Horizontalprojection des senkrecht gedachten Axengebildes auftragen, z. B. in der Art, wie es in Fig. 138 und 139 geschehen ist.

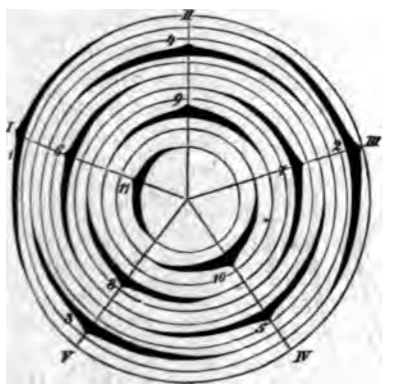


Fig. 138. Diagramm eines Sprosses mit einzeln nach constanter Divergenz $^2/_5$ gestellten Blättern.

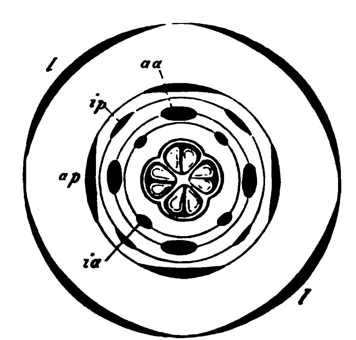


Fig. 139. Diagramm des Blüthenstengels von Paris quadrifolia; *l l* Quirl der grossen Laubblätter unter der Blüthe; *ap* äusseres, *ip* inneres Perigon, *aa* äussere, *ia* innere Staubblätter; in der Mitte die aus 4 Fruchtblättern bestehende Fruchtanlage.

Die Querschnitte des Axengebildes, welche Seitenglieder, hier Blätter tragen, sind als concentrische Kreise verzeichnet, und zwar so, dass der äusserste Kreis dem untersten, der innerste dem obersten Querschnitt entspricht; auf diese Kreise, welche also in ihrer Reihenfolge bei acropetaler Entwickelung der Axe die Altersfolge von aussen nach innen darstellen, trägt man die Orte der Glieder als Punkte ein, oder man deutet ungefähr die Formen der Insertionsflächen selbst an, wie in unseren Figuren. Auf einer solchen Projection oder dem Diagramm erscheinen nun die Medianebenen der Glieder als radiale Linien, die in Fig. 138 mit *I*, *II* bis *V* bezeichnet sind; da hier mehrere Glieder auf je einer Mediane liegen, so sind sie in Orthostichen geordnet, und diese selbst sind so geordnet, dass sie den Umfang in fünf gleiche Theile theilen. Betrachtet man aber die Glieder in ihrer Altersfolge, welche durch die Ziffern 1, 2, 3 bis 11 bezeichnet ist, so sieht man, dass

die Divergenz zwischen 1 und 2 gleich $^2/_5$ ist, ebenso gross ist sie zwischen 2 und 3, 3 und 4 u. s. w. Die Divergenzen sind alle gleich oder die Glieder haben hier an derselben Axe die constante Divergenz $^2/_5$. — Bei Fig. 139 sind die Glieder in vierzählige Quirle geordnet, auf jedem Kreise oder Querschnitt stehen hier vier unter sich gleichartige Glieder mit der Divergenz $^1/_4$; die auf einander folgenden Quirle sind aber so gestellt, dass die Medianen eines Quirls den Divergenzwinkel des vorigen und des folgenden gerade halbiren; die Quirle alterniren hier, und sämmtliche Glieder sind in acht Orthostichen geordnet. Stehen dagegen zwei Quirle so über einander, dass ihre Glieder in dieselben Medianen fallen, sich decken, so sind sie superponirt; so ist z. B. der Staubblattquirl dem der Corolle bei Primula superponirt und an den Hauptwurzeln von Phaseolus, Tropaeolum, Cucurbita und anderen Dicotylen treten nicht selten superponirte Quirle von Seitenwurzeln auf. — Sind alternirende Quirle zweigliederig, so nennt man die Stellung der Glieder decussirt, wie in Fig. 136, ein bei Blättern sehr häufiger Fall. —

Handelt es sich darum, die Divergenzen nicht bloss an einer Axe, sondern an einem Axensystem z. B. an einem System blattbildender Sprosse durch eine Horizontalprojection zu veranschaulichen, so kann man nach demselben Princip verfahren, wie in Fig. 140. Jedes System concentrischer Kreise enthält die Glieder (hier Blätter) einer Axe; die seitlichen Axen, hier Axelsprosse, sind zwischen der Insertion der betreffenden Blätter und ihrer Stammaxe eingetragen. —

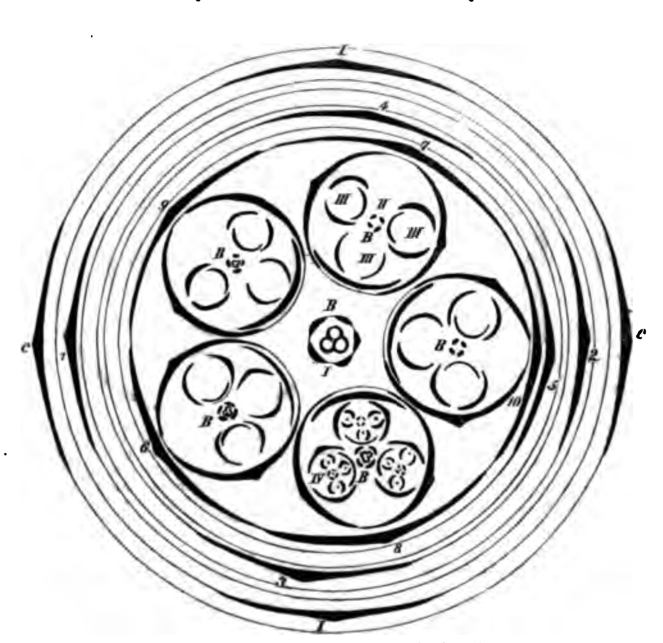


Fig. 140. Diagramm einer schwachen Pflanze von Euphorbia helioscopia; *c c* die Cotyledonen; *I, I* die ersten, 1 bis 10 die späteren Laubblätter; 6, 7, 8, 9, 10 bilden einen Quirl; bei *B I* in der Mitte die Endblüthe des Hauptsprosses; *B II* die Endblüthe eines der fünf Axelsprosse, bei *III, III, III* die Blätter dreier Axelsprosse 2ter Ordnung.

Sind die Axenglieder sehr verkürzt, so ersetzt oft schon die Scheitelansicht (von oben her) einer Axe mit ihren Seitengliedern das Diagramm, wie z. B. bei den Blattrosetten der Crassulaceen und den meisten Blüthen; in anderen Fällen leistet ein Querschnitt durch die Knospe den Dienst, über die Divergenzen der Blätter zu orientiren; in vielen anderen Fällen sind aber die Stellungsverhältnisse mehr verdeckt und nur durch weitläufigere Untersuchung zu ermitteln; neben entwickelungsgeschichtlichen Studien sind dann nicht selten besondere, auf geometrischen Grundsätzen beruhende Methoden

nöthig, um die Stellungsverhältnisse richtig und zugleich anschaulich darzustellen.

Unter Umständen empfiehlt es sich auch, die Stellungsverhältnisse statt auf einer Horizontalprojection lieber auf der abgewickelten Oberfläche des Axengebildes zu verzeichnen, wobei man dann das letztere als einen Cylinder betrachtet, dessen Oberfläche man sich flach ausgebreitet denkt. Durch gerade Querlinien bezeichnet man auf dieser Fläche die über einander liegenden Querschnitte der Axe, auf denen die Orte der Glieder einzutragen sind.

Unter den verschiedenen willkürlichen Constructionen, welche man auf dem Papier, im Gedanken oder an den Objecten selbst vornehmen kann, um die Stellungsverhältnisse zu vergleichen oder auf kurze geometrische oder arithmetische Ausdrücke zurückzuführen, ist folgende von ganz besonderem Interesse, die man vorwiegend auf die Stellungsverhältnisse der Blätter und Seitensprosse angewendet hat; man denkt sich, von irgend einem älteren Gliede ausgehend, eine Linie so geführt, dass sie immer nach rechts oder nach links hin die Axe umlaufend die Insertionspunkte aller folgenden Seitenglieder ihrer Altersfolge nach in sich aufnimmt; diese Linie nennt man, von der Betrachtung der Horizontalprojection ausgehend, die genetische Spirale, in Wirklichkeit ist es eine den Stamm in mehr oder minder regelmässigen Steigungen umlaufende Schraubenlinie[1]). Man hat die Bedeutung dieser Construction weit überschätzt und sie auch da angewendet, wo sie nicht nur für die Entwickelungsgeschichte unzulässig erscheint, sondern auch aufhört, einen bloss geometrischen Sinn zu haben, wo sie die Anschauung der Stellungsverhältnisse nicht mehr erleichtert, sondern geradezu erschwert und verwirrt.

Wo es sich um einzeln stehende Blätter oder Sprosse handelt, die an der Axe nach 3, 4, 5, 8 oder mehr Richtungen hinstehen, und deren Divergenzen nicht allzu variabel sind, da dient die Construction der genetischen Spirale allerdings zu einer raschen Orientirung (Fig. 141) in der Blattstellung, und die genauere Kenntniss der besonderen Eigenschaften dieser idealen Linie kann unter den genannten Umständen der Morphologie von besonderem Nutzen sein; in manchen Fällen lässt sie sich selbst auf die gegenseitige Stellung von Quirlen mit Vortheil anwenden. — In sehr zahlreichen Fällen aber erscheinen andere Constructionen weit naturgemässer, indem sie eine leichtere Orientirung über die Stellungsverhältnisse gewähren und sich den Wachsthumserscheinungen auch besser anschliessen. Geradezu unmöglich ist die Construction der verlangten genetischen Spirale da,

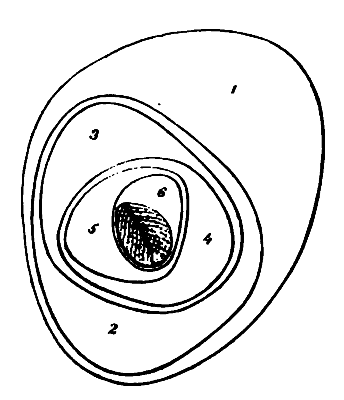


Fig. 141. Querschnitt durch das Convolu der Blattscheiden 1 bis 6 von Sabal ambraculifera; in der Mitte der Durchschnitt einer jungen Blattspreite. Die Blätter sind nach der Divergenz $^{2}/_{5}$ geordnet. Verbindet man die Ziffern 1 bis 6 durch eine Linie, so erhält man die genetische Spirale.

---

1) Ist die Schraubenlinie oder Spirale von rechts nach links gewunden, so heisst der rechte Rand der Blätter der kathodische, der linke (aufsteigende) Rand der anodische; umgekehrt bei der entgegengesetzten Richtung der von aussen gesehenen Schraube.

wo die Blätter in simultanen Quirlen auftreten [1]), wie die Corollen, Staubblätter und Carpelle der meisten Blüthen; ebenso bei succedanen Quirlen, deren Glieder von einem Puncte der Axe ausgehend, nach rechts und links fortschreitend sich bilden, wie bei den Characeen und in der Blüthe von Reseda (Fig. 137). Bei den succedanen Quirlen von Salvinia natans wäre die Construction einer genetischen Spirale ebenso unmöglich. Fig. 142 *B* zeigt hier das Diagramm des Stammes mit drei consecutiven dreigliedrigen Quirlen; in jedem derselben entsteht das Blatt *w* zuerst, dann das Blatt L_1 und zuletzt das Blatt L_2. Will man nun die verlangte Spirale construiren, so muss man von *w* über L_2 hinweg nach L_1, dann in derselben Richtung fort über *w* hinweg nach L_2 gehen, man bekommt so zunächst einen Umlauf der Linie, der selbst ein Kreis ist, und in welchem die Divergenzen der auf einander folgenden Blätter sehr verschieden sind; geht man dann auf den folgenden Quirl über, so schreitet die Linie wohl bis zum nächsten Blatte *w* spiralig fort; um aber im 2ten Quirl in der genetischen Reihenfolge zu bleiben, muss man nun die Linie in entgegengesetzter Richtung fortführen, was sich mit jedem neuen Quirl wiederholt. Es leuchtet ein, dass auf diese gezwungene Art keine Anschaulichkeit erzielt wird, und die ganze Construction erscheint vollkommen überflüssig, da kein entwickelungsgeschichtliches Moment sie fordert. Der Stamm baut sich bei dieser Pflanze, wie Pringsheim gezeigt hat, aus zwei Segmentreihen auf, welche nach rechts und links alternirend (*G*, *H*, *J*, *K* u. s. w. in Fig. 142 *A*) aus der Scheitelzelle entstehen. Schon vor der Blattbildung erfährt jedes Segment verschiedene Theilungen, und zunächst werden so Querscheiben des Stammes gebildet, die abwechselnd als Stammknoten und Internodien fungiren. Jede Knotenscheibe besteht aus der vorderen Hälfte eines älteren und der hinteren Hälfte eines nächstjüngeren Segments, wie die Figur zeigt. Ein Internodium wird von einem ganzen Segment der einen Reihe und aus zwei halben Segmenten der anderen Reihe gebildet. Ganz bestimmt gelagerte Zellen der Knotenscheiben erzeugen die Blätter in der angegebenen Reihenfolge; Nichts weist bei dieser Entwickelung darauf hin, dass die Blätter in spiraliger

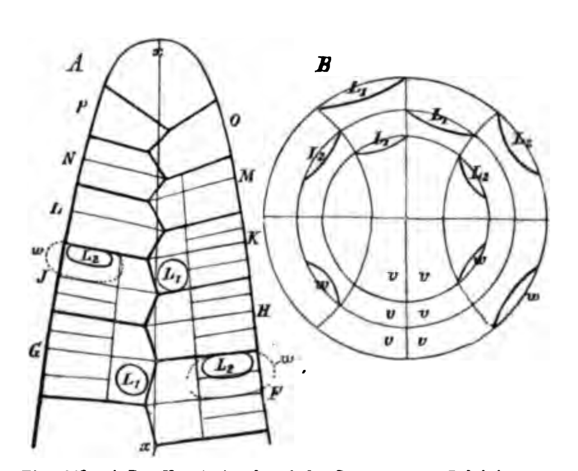


Fig. 142. *A* Der Vegetationskegel des Stammes von Salvinia natans schematisch und von der Rückenfläche aus gesehen; *x x* Projection der Ebene, welche ihn vertikal in eine rechte und eine linke Hälfte theilt; die Segmente sind durch stärkere Umrisse angedeutet, ihre Theilungen durch schwächere Linien; die Reihenfolge der Segmente durch die Buchstaben *F*, *G*, *H*, *J* bis *P* angegeben; *B* Diagramm des Stammes mit drei Blattquirlen, deren ventrale Seite durch *v v* angedeutet ist; *w* das zuerst entstehende Wasserblatt, L_1 das darauf entstehende Luftblatt, L_2 das zwischen beiden zuletzt entstehende zweite Luftblatt desselben Quirls (nach Pringsheim).

1) Viele Schriftsteller wenden freilich auch in solchen Fällen die von Spiralstellungen entlehnten Anschauungen an, indem sie die simultan entstandenen Glieder des Quirls willkürlich als succedan entstandene betrachten, womit man sich selbst den Weg zu tieferer Erkenntniss abschneidet.

Reihenfolge entstehen, vielmehr zeigt die bilatere Bildung des Stammes, dass eine spiralige Construction hier ganz und gar unzulässig ist. Dasselbe liesse sich bei Marsilia beweisen, wo der kriechende Stamm auf seinem Rücken zwei Reihen von Blättern trägt, während die Bauchseite Wurzeln bildet; die rückenständigen Blätter lassen sich in diesem Fall ihrer Altersfolge nach durch eine nach rechts und links geknickte Zickzacklinie verbinden, welche die blattfreie Bauchseite des Stammes gar nicht berührt und in ihrem Verlauf der bilateralen Bildung auch dieses Stammes entspricht. — Bedeutungslos erscheint die Spiralconstruction auch in all den Fällen, wo es gleichgiltig ist, ob man die Spirale oder Schraubenlinie nach links oder nach rechts hinführt; so ist es bei zweireihig gestellten Gliedern, deren constante Divergenz $^1/_2$ ist, die also in zwei einander diametral gegen-



Fig. 143. Diagramm eines Blüthenstengels von Fritillaria imperialis, die Divergenzen der ersten 24 Laubblätter zeigend; die relative Länge der Internodien ist durch die mehr oder minder grossen Abstände zwischen den Kreisen angedeutet.

überliegenden Orthostichen alternirend angeordnet sind, wie die Verzweigungen so vieler Thallome (z. B. Stypocaulon Fig. 98), die Blätter der Gräser, der Seitensprosse von Tilia, Ulmus, Corylus u. s. w. In all diesen Fällen entschieden bilateralen Aufbaues kann die genetische Spirale ebenso gut und mit denselben Diver-

genzschritten nach links wie nach rechts aufsteigend gedacht werden, wodurch sie natürlich ihre Bedeutung für jede morphologische Folgerung ebenso einbüsst, wie wenn man annimmt, dass sie von Blatt zu Blatt ihre Wendung ändert.

Es sind vorwiegend die aufrecht freiwachsenden Axen mit einzelnen nach 3, 4, 5 und mehr Richtungen hinstehenden Blättern, bei denen die Spiralconstruction naturgemäss erscheint, was auch mit den Symmetrieverhältnissen der Pflanzen, die weiter unten besprochen werden sollen, ebensowohl übereinstimmt, wie die Thatsache, dass bei bilateraler Ausbildung zumal kriechender und kletternder Axen oder bei Seitenzweigen die Spiralconstruction naturwidrig ausfällt.

In den Fällen, wo die Spiralconstruction naturgemäss, d. h. in einfachster, zwangloser Weise die Stellungsverhältnisse veranschaulichend, anwendbar ist, können noch zwei Fälle unterschieden werden, je nachdem die Divergenzen sehr ungleich sind und sprungweise wechseln oder unter sich beinahe oder ganz gleich sind oder doch nur nach und nach sich ändern. Im ersten Fall erscheinen die Glieder ungeordnet, unregelmässig, wie die Laubblätter am Stamm von Fritillaria imperialis (Fig. 143), die Blüthen an der Traubenspindel von Triglochia palustre und manchen Dicotylen. Bei sprungweisem Wechsel der Divergenzen an derselben Axe kann es auch vorkommen, dass es naturgemässer erscheint, die Blattstellung durch zwei homodrome Spiralen statt durch eine zu versinnlichen, wie bei vielen Aloëarten, deren Sprosse mit zweireihigen Blättern beginnen, um dann zu complicirten Divergenzen überzugehen, die endlich zu allseitig ausstrahlenden Blattrosetten hinführen. So ist es z. B. bei Aloë ciliaris, latifolia, brachyphylla, lingua, nigricans und serra. Fig. 144 zeigt den Querschnitt eines Sprosses der letztgenannten Art; die ersten 6 Blätter sind genau zweireihig alternirend mit constanter Divergenz $1/2$ angeordnet; mit dem 7. Blatt wird diese Anordnung plötzlich geändert, statt über 5 stellt es sich zwischen 5 und 6; das 8. Blatt aber zeigt zu 7 die Divergenz $1/2$; das 9. Blatt aber ändert die Divergenz von Neuem, statt über 7 stellt es sich zwischen 7 und 6; das 10. Blatt weicht wieder um $1/2$ von 9 ab; und in dieser Weise geht es fort. Die Blätter 7 bis 15 sind offenbar paarweise geordnet, die Paare sind (7, 8) (9, 10) (11, 12) (13, 14); jedes Paar besteht aus zwei alternirenden (nicht gegenständigen) Blättern, deren Divergenz gleich $1/2$ ist, die Paare selbst aber divergiren um kleinere Bruchtheile unter sich. Wollte man hier nun alle Blätter von 1 bis 15 durch eine genetische Spirale verbinden, so wird man innerhalb derselben einen sprungweisen Wechsel der Divergenzen bekommen; einfacher und anschaulicher wird das Stellungsverhältniss aber offenbar, wenn man der bilateralen Anlage des Sprosses Rechnung tragend zwei Spiralen construirt, deren jede von einer der ursprünglichen Orthostichen anhebt und diese sozusagen in Spiralwindungen fortsetzt; die eine enthält alle Blätter mit gerader Nummer, die andere die ungeraden Nummern; beide sind homodrom, sie laufen in derselben Richtung um den Stamm; die bilaterale Anlage des Sprosses lässt sich also in dieser Weise bis in die nach allen Seiten ausstrahlende Blattrosette

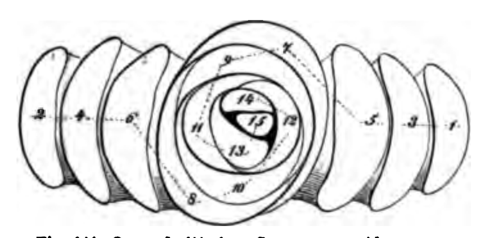


Fig. 141. Querschnitt eines Sprosses von Aloë serra.

der älteren Sprosse hinein verfolgen. Aehnliche Verhältnisse scheinen bei Dracaenen und manchen Aroideen aufzutreten. Auf den ersten Blick erscheinen solche Stellungsverhältnisse wie zweizeilige, die durch Drehung des Stammes verändert worden sind, was in diesem Falle kaum annehmbar scheint.

Wenden wir uns nun schliesslich zu den Fällen, welche früher offenbar vorwiegend zu der unrichtigen Annahme Anlass gegeben haben, dass das Grundgesetz der Blattstellung eine überall spiralige Anordnung sei, so finden wir die Blätter einzeln gestellt, die Divergenzen derselben einander fast oder ganz gleich, oder nach und nach in andere Werthe übergehend, wie es dem oben genannten zweiten Fall der spiraligen Stellung entspricht. In solchen Fällen giebt die Spiralconstruction einen einfachen Ausdruck des Stellungsgesetzes; es kommt dann nur darauf an, die constante Divergenz zu nennen; je nachdem dieselbe $^1/_3$, $^1/_4$, $^1/_5$, $^2/_5$, $^3/_8$ u. s. w. ist, nennt man das Stellungsverhältniss einfach eine $^1/_3$-Stellung, $^1/_4$-Stellung, $^1/_5$-Stellung u. s. w. Uebrigens pflegt auch in diesen Fällen die Constanz der Divergenz nicht bei allen Gliedern einer Axe auszuhalten; Sprosse, welche zahlreiche Blätter bilden, beginnen meist mit einfacheren Stellungen wie $^1/_2$, um später zu complicirteren überzugehen, wobei eine Stellung für complicirter gilt, wenn Zähler und Nenner des Divergenzbruches grösser werden. — Sind bei einzeln gestellten Seitengliedern mit schraubiger oder spiraliger Anordnung die Divergenzen unter sich gleich, so stehen sie auch gleichzeitig in geraden Reihen, deren Zahl durch den Nenner des Divergenzbruches angegeben ist; beträgt die constante Divergenz z. B. $^3/_8$, wie in Fig. 145, so sind acht Orthostichen vorhanden, das 9. Glied steht dann in derselben Mediane mit dem 1., das 10. Glied mit dem 2., das 11. mit dem 3. u. s. w.; bei einer $^2/_5$-Stellung steht ebenso das 6. Glied über dem 1., das 7. über dem 2. u. s. w. In manchen Fällen werden die Orthostichen sehr augenfällig, wie z. B. bei den Cacteen mit vorspringenden Kanten, wo diese den Orthostichen der spiralig angeordneten Blätter, die hier aber meist unentwickelt bleiben, entsprechen. Auch bei quirlständigen Blättern treten die geraden Reihen meist auffallend zu Tage, wenn man den Spross von oben betrachtet, wie z. B. bei den decussirten zweigliedrigen Quirlen von Euphorbia Lathyris und der cactusähnlichen Euphorbia canariensis.

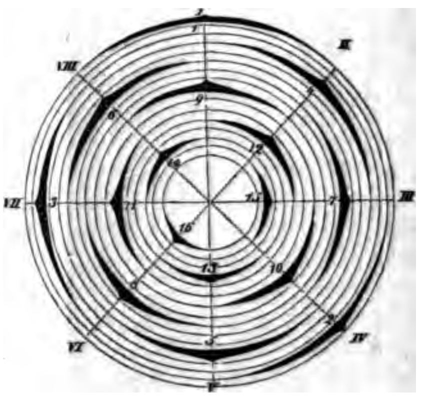


Fig. 145. Diagramm eines Sprosses mit constanter $^3/_8$-Stellung der Blätter.

Stehen die Glieder eines spiraligen Stellungsverhältnisses mit constanter Divergenz nahe genug beisammen, so bemerkt man leicht schraubige oder spiralige Anordnungen, die sich nach links und rechts hin verfolgen lassen, und durch welche die genetische Spirale mehr oder minder verdeckt wird; diese Reihen nennt man die Parastichen; besonders deutlich sind sie bei den Zapfen der Pinusarten, den Blattrosetten der Crassulaceen, den Blüthen der Sonnenrose und anderer Compositen und an Kolben der Aroideen. Sie lassen sich bei jedem spiraligen Stellungsverhältniss mit constanter Divergenz nachweisen und in dem

Diagramm desselben, oder wenn man es auf einer abgewickelten Cylind verzeichnet, jederzeit zur Anschauung bringen. Die Betrachtung diese structionen ergiebt auch bestimmte geometrische Regeln, nach denen sich Parastichen die genetische Spirale leicht ableiten lässt [1].

Es leuchtet ein, dass die bisher erwähnten Constructionen nur me weniger zweckmässige Hilfsmittel zur Orientirung in den vorkommende lungsverhältnissen sein können. Um aber mit Hülfe derselben einen Einblick in die Wachsthumsvorgänge selbst, deren Folgen die Stellungsv nisse sind, zu gewinnen, ist es nöthig, die Entwickelungsgeschichte zu v und sich in jedem einzelnen Fall die Frage vorzulegen, welche Umst bewirken, dass ein neues Glied gerade hier und nicht anderswo entste mögen hier sogleich einige der Momente, in diesem Sinne zu beachten sind, gehoben werden.



Fig. 146. Schematische Darstellung der Orthostichen einer $^1/_3$-Stellung. *A* vor und *B* nach der Drehung des Stammes. Jede Orthostiche *I*, *II*, *III* ist durch eine Doppellinie (Streifen) markirt, die genetische Schraubenlinie ist einfach; wo sie die Orthostiche kreuzt, sind die Blattinsertionen durch Zahlen verzeichnet.

1) Vor Allem handelt es sich immer Feststellung der zeitlichen Reihenfolge Entstehung der seitlichen Glieder.

2) Es ist nicht bloss auf die seitlic weichung oder Divergenz, sondern auch longitudinale Entfernung zu achten, in ein neues Glied am Vegetationspunkt ü letztvorhergehenden Gliedern auftritt. G lich sind die longitudinalen Entfernun jüngsten Seitengebilde eines Vegetations unter sich sehr gering, nicht selten ist e schen ihnen liegender freier Raum an selben gar nicht wahrnehmbar, die Ins flächen jüngster Glieder berühren sic dieser Umstand kann einerseits den O ein nächstes Glied entstehen soll, mit men, andererseits aber bei fortschre Entwickelung der Axe mit ihren dichtge ten Seitengliedern zu Druck und Zerru lass geben, wodurch die ursprüngliche nung verändert wird.

3) So wie durch das Längenwachsth gemeinsamen Axe anfangs dichtgedrängt der weit aus einander gerückt werden, aber bei geringerem Längenwachsthum dichten Stand behalten, so dass eine mässige Gruppirung oder verschieden theilung zu Stande kommt (Blattrosette Blüthenstengel der Crassulaceen, A

1) Da das Verfahren nur für den von Werth ist, der sich selbstforschend mit St verhältnissen beschäftigt, so verweise ich auf die ausführliche Darstellung Hofm Allgem. Morphologie, § 9.

Aloë u. s. w.), so wird auch nicht selten der Divergenzwinkel dadurch verändert, dass das Axengebilde auf einer Seite stärker in die Dicke wächst als auf der andern, noch häufiger aber durch Drehung desselben um seine eigene Wachsthumsaxe; durch solche Torsionen können seitliche Glieder, die anfangs streng gradreihig angeordnet waren, derart verschoben werden, dass die Orthostichen schraubig um die Axe gewunden erscheinen; so ist es z. B. bei den Wurzelsystemen der Farne, Equiseten und Rhizocarpeen nach Nägeli und Leitgeb, ebenso bei der dreizeiligen Blattstellung des Mooses Fontinalis antipyretica (nach Leitgeb); das auffallendste Beispiel liefert aber der Stamm von Pandanus utilis; die zahlreichen und schon weit entwickelten Blätter der Knospe stehen, wie der Querschnitt zeigt, in drei vollkommen geraden Reihen nach $\frac{1}{3}$; mit zunehmender Entwickelung des Stammes erleidet dieser aber eine so starke Torsion, dass die drei Orthostichen in drei stark gewundene Schraubenlinien übergehen, die den Stamm umlaufen. — In diesen und ähnlichen Fällen ist die Veränderung der Stellungsverhältnisse durch Drehung des Axengebildes leicht und sicher zu constatiren. Wenn aber die Verhältnisse am Scheitel des Axengebildes derartig sind, dass man in der Scheitelansicht von oben die Divergenz nicht genau zu bestimmen im Stande ist, so bleibt man im Ungewissen, ob die Stellung der fertigen Glieder eine unveränderte oder durch seitliche Verschiebung und Drehung der Axe alterirte ist; es würde z. B. eine Verschiebung um 9 Bogengrade des Axenumfanges genügen, um die Divergenz $\frac{2}{5}$ in $\frac{3}{8}$ übergehen zu lassen, eine solche von 1,3° verwandelt die Divergenz $\frac{5}{13}$ in $\frac{8}{21}$. Bei sehr complicirten Stellungsverhältnissen, wo die Zahl der Längsreihen eine sehr grosse ist, sind äusserst geringe, kaum noch messbare Verschiebungen hinreichend, um die ursprüngliche Anordnung zu verwischen, ganz andere Parastichensysteme hervortreten zu lassen. Diese Bemerkung ist insofern von Interesse, als sie es fraglich erscheinen lässt, ob gewisse complicirte Stellungsverhältnisse überhaupt jemals der ursprünglichen Anordnung der Glieder angehören.

4) Es ist zu beachten, ob die Stellung neuentstehender Glieder oder deren spätere Veränderung irgend eine Beziehung zu der Richtung der Schwerkraft, des einfallenden Licht oder eines von aussen einwirkenden Druckes erkennen lässt[1]. Bezüglich der Schwerkraft tritt eine solche Beziehung darin hervor, dass vorwiegend aufrechte Hauptsprosse allseitig ausstrahlende Blätter bilden, während solche mit entschieden horizontalem Wuchs, bei denen sich eine bewurzelte Bauchseite von der Rückseite unterscheidet, meist zweireihige Anordnung der Blätter auf letzterer zeigen oder doch eine solche, die durch eine senkrecht den Stamm längstheilende Ebene in ähnliche Hälften getheilt wird (Salvinia, Marsilia, Polypodium aureum, Pteris aquilina u. a.). Die zweireihig beblätterten horizontalen Seitenaxen an mehrreihig beblätterten senkrechten Hauptsprossen (wie bei Prunus laurocerasus, Castanea vesca, Corylus u. a.) lassen eine derartige Beziehung weniger deutlich hervortreten, weil hier ein Einfluss der Hauptaxe auf die Seitenaxe, unabhängig von der Schwerkraft zu vermuthen ist, wie die Stellung der Blätter in den Seitenknospen vor der Entfaltung zeigt (vergl. die Fig. in § 27).

---

1) Hofmeister (allgem. Morphologie, § 23, 24, hat eine Reihe von Thatsachen zusammengestellt, welche derartige Beziehungen erkennen lassen; bezüglich einzelner Thatsachen sowohl wie in Betreff der dort gegebenen Interpretation bin ich aber vielfach anderer Meinung, deren Begründung hier zu weit führen würde. (Vergl. übrigens unten § 27.)

5) Es ist ferner zu berücksichtigen, ob der ersten Anlage seitlicher Glieder entwickelungsgeschichtliche Momente vorausgehen, welche den Entstehungsort mit bestimmen: so sind z. B. die Entstehungsorte der Seitenwurzeln an die Aussenseite der Fibrovasalstränge gebunden, durch deren Verlauf ihre Reihenanordnung gegeben ist, die aber ihrerseits noch gestattet, dass die Seitenwurzeln unter sich in Quirlen oder spiralig angeordnet sind. Hier ist die Anordnung in Längsreihen offenbar das Allgemeine und Primäre, die Divergenzen und longitudinalen Entfernungen etwas Secundäres, das durch besondere Nebenumstände bestimmt wird. — Für den Ort eines Seitensprosses ist dagegen im Allgemeinen seine Beziehung zum nächsten Blatt das primär Bestimmende, insofern er unter, neben oder über dessen Mediane entsteht: Momente von secundärer Bedeutung sind es dann, ob an jedem Blatt oder nur an bestimmten Blättern einer Axe Seitensprosse auftreten u. s. w. Die Blattstellung am Seitenspross kann ihrerseits von der des Hauptsprosses abweichen, weil das Wachsthum des letzteren ihn mit beeinflusst, so z. B. bei Seitensprossen mit zweireihiger Blattstellung an Hauptsprossen mit mehrreihiger Anordnung: unter diesen Gesichtspunkt fällt auch die bilaterale Verzweigung der Blätter, mag der Stamm selbst bilateral oder multilateral sein. — Auch der Umfang des Vegetationspunkts und die davon abhängige Dicke des Axengebildes kann massgebend für die Zahl der Reihen seitlicher Gebilde werden: so bringen dickere Mutterwurzeln meist 3 oder mehr Reihen von Nebenwurzeln hervor, während dünnere nur zwei oder doch weniger Reihen als jene bilden; so z. B. die Wurzeln der Kryptogamen (nach Nägeli und Leitgeb); die dicken Hauptwurzeln von Zea, Phaseolus, Pisum, Quercus u. s. w. bilden 3, 4, 5, 6 und mehr Orthostichen von Seitenwurzeln, die ihrerseits viel dünner sind und weniger Orthostichen produziren. Aehnlich ist es nicht selten bei der Blattbildung an Stämmen: nimmt der Umfang des Vegetationspunktes zu, so werden die Blätter mehrreihig, wie bei vielen erstarkenden Keimpflanzen von Dicotylen, Palmen, bei Aspidium filix mas u. a., am auffallendsten zeigen diess die vielreihigen Blüthenköpfe der Sonnenrose auf dem vierreihigen Laubblattstamme, wo bei Anlegung des Kopfes der Umfang des Vegetationspunktes plötzlich stark zunimmt (Fig. 108); aber auch umgekehrt nimmt die Reihenzahl der Blätter ab, wenn der Umfang des fortwachsenden Stammendes bei stärkerer Verlängerung abnimmt, diess zeigen z. B. die wenigreihigen dünnen und langen Blüthenstengel, welche aus den vielstrahligen Blattrosetten der Aloearten, Escheverien u. s. w. hervortreten. — Nimmt die Insertion der Blätter oder Sprosse schon frühzeitig einen grossen Theil des Umfangs am Vegetationspunkt ein, so bilden sich nur wenige Blattreihen, sind die Insertionsflächen relativ klein, so steigert sich die Zahl der Reihen an der Axe, wie z. B. die vielreihigen kleinen Blüthen am Kolben der Aroideen, an den Trauben der Trifolien u. s. w. zeigen, deren Blätter mit stengelumfassender oder doch breiter Blattinsertion wenigreihig sind. — Hofmeister[1]), dem wir die Eröffnung dieses wichtigen Gesichtspunkts für die Blatt-

1) Allgem. Morphologie § 11, wo bestimmte Fälle ausführlich behandelt sind; diese Abhandlung ist unzweifelhaft das Bedeutendste, was bis jetzt über Blattstellung geschrieben wurde; trotzdem weiche ich in meiner Darstellung (die sich bei der gebotenen Kürze fast nur auf Andeutungen beschränkt) von Hofmeister's Ansichten selbst in Punkten von principieller Bedeutung ab.

stellungslehre verdanken, stellt als sehr allgemeine Regel den Satz hin, dass neue seitliche Sprossungen über der Mitte der weitesten Lücke entstehen, welche die Insertionen der nächstbenachbarten älteren Glieder gleicher Art zwischen sich am Umfang des Vegetationspunkts übrig lassen; die Giltigkeit der Regel tritt besonders bei der Aufeinanderfolge alternirender Quirle (zumal der rechtwinkelig gekreuzten Paare), alternirender einzelnstehender Blätter mit frühzeitig in die Breite wachsender Basis von Phanerogamen mit kleinzelligem Vegetationskegel hervor; wo dagegen eine entschiedene Bilateralität horizontal wachsender Axen (wie bei Pteris aquilina, Salvinia und Marsilia) oder bestimmte Beziehungen der Blattbildung zur Segmentirung einer Scheitelzelle (wie bei den Moosen) oder entschieden succedane Bildung der Glieder innerhalb eines Quirls (wie bei Chara, Salvinia, Blüthe von Reseda u. s. w.) sich geltend macht, da tritt, wie ich glaube, die mechanische Bedeutung jener Regel doch zurück hinter die anderen Ursachen, welche den Ort der neuzubildenden Glieder dann vorwiegend bestimmen. Ganz abgesehen von den unter 1—4 hervorgehenden Gesichtspunkten zeigen schon die hier unter 5) angedeuteten genetischen Beziehungen, dass eine einzige, alle Fälle beherrschende Regel der Stellungsverhältnisse kaum aufzufinden sein dürfte; je nach Umständen werden Ursachen, die ganz verschiedenen Kategorieen angehören, den Entstehungsort eines neuen Gliedes vorwiegend bestimmen.

6) Als einen Satz von principieller Bedeutung betrachte ich es, dass gleiche oder sehr ähnliche Stellungsverhältnisse durch sehr verschiedene Combinationen von Ursachen, anscheinend sehr verschiedene Stellungen aber durch sehr ähnliche Combinationen von Ursachen hervorgerufen werden können; wobei ich unter Ursachen die vorausgehenden Entwickelungsverhältnisse der Axe und ihrer Seitenglieder, den Einfluss der Mutteraxen auf Tochteraxen, den Einfluss von Druck, Schwere, Licht u. dgl. verstehe. — Am klarsten tritt die Giltigkeit des Satzes hervor, wenn man beachtet, dass dieselben oder ähnliche Divergenzen von Blättern oder seitlichen Sprossungen überhaupt auftreten können an einzelligen Pflanzen, vielzelligen mit dominirender Scheitelzelle und an solchen, wo der Vegetationspunkt aus einem kleinzelligen Gewebe, ohne bestimmte Beziehung zu der Segmentation einer Scheitelzelle, besteht, wie bei den Phanerogamen. Unzweifelhaft muss die Mechanik der Wachsthumsvorgänge eine andere sein, wenn die Seitenzweige eines Vaucherienschlauchs zweireihig sich bilden, oder wenn die beiden Blattreihen eines Fissidens oder die eines Grases in gleicher oder ähnlicher Stellung erzeugt werden, wo die Zellwände im Urmeristem eine Mannigfaltigkeit von Ursachen und Hindernissen des Wachthums repräsentiren. Die gleichartige Stellung der Auswüchse unter so verschiedenen Verhältnissen beweist nicht, dass die Verhältnisse selbst gleichartig oder irrelevant sind, sondern nur, dass ganz verschiedene Combinationen von Ursachen zu sehr ähnlichen Stellungsverhältnissen führen können. Bei den Muscineen und Gefässkryptogamen tritt die Beziehung der Blattbildung zur Segmentirung der Scheitelzelle um so deutlicher hervor, je näher am Scheitel die Blätter angelegt werden; am deutlichsten bei den Moosen, wo jedes Segment unmittelbar nach seiner Entstehung und vor weiterer Zelltheilung zu einer blattbildenden Protuberanz auswächst. Hier ist die nächste Bedingung der Blattstellung die Stellung der blattbildenden Segmente selbst; werden diese letzteren in zwei alternirenden Längsreihen gebildet, wie bei Fissi-

dens[1], so entstehen zwei Orthostichen alternirender Blätter mit der Divergenz $^1/_2$; ist die Segmentation der Scheitelzelle dreireihig, so dass jede neue Theilungswand der Scheitelzelle parallel ist der viertletzten Theilungswand, wie bei Fontinalis, so enstehen drei Reihen von Blättern nach der constanten Divergenz $^1/_3$ schraubig geordnet; ist die Scheitelzelle zwar dreiseitig pyramidal, entstehen aber die neuen Wände in ihr nicht parallel den schon gebildeten, sondern schief zu ihnen, so dass sämmtliche Segmente z. B. auf der anodischen Seite breiter sind als auf der kathodischen, so liegen die Segmente nicht mehr in drei geraden Reihen, sondern man erkennt entweder drei Spiralen oder nur eine, welche die Stammaxe umkreisen; da auch in diesem Fall, z. B. bei Polytrichum, Catharinea, Sphagnum[2], jedes Segment zu einem Blatt auswächst, so entstehen schraubig geordnete Blätter nach Divergenzen, die von der Schiefe der Hauptwände der Segmente unter sich bedingt sind[3]. Diese Erscheinungen zeigen offenbar, dass, wenn jedes Segment ein Blatt erzeugt, die Blattstellung von der Art, wie die neuen Hauptwände der Segmente auftreten, abhängt; da nun aber die Richtung, in welcher die Segmentirung der Scheitelzelle erfolgt, selbst wieder von Ursachen abhängt, die wir einstweilen nicht kennen, so muss auch die Blattstellung schliesslich auf diese Ursachen zurückgeführt werden. — In gewissen Fällen lässt sich eine Ursache angeben, warum bei gleichartiger Segmentirung der Scheitelzelle doch verschiedene Stellungen der Blattanlagen zu Stande kommen. Die Segmente der Scheitelzelle liegen bei Fontinalis ebenso wie bei Equisetum in drei geraden Reihen; dort aber stehen die einzelnen Blätter geradreihig und spiralig mit der constanten Divergenz $^1/_3$, bei Equisetum entstehen dagegen alternirende Quirle scheidig verwachsener Blätter; weil hier, wie Rees gezeigt hat[4], die anfänglich spiralig geordneten drei Segmente je eines Umlaufs durch ungleichmässiges Wachsthum sich in eine Querzone stellen, aus welcher zunächst ein Ringwulst hervorwächst, auf dem dann die Scheidenzähne hervorsprossen. Durch das ungleichmässige Wachsthum der Segmente, dessen Ursachen zunächst unbekannt sind, werden noch weitere Verschiedenheiten, im Vergleich mit Fontinalis, eingeleitet, in deren Folge die Quirle selbst nicht superponirt (wie sie es sein könnten), sondern alternirend sich ausbilden. — Vergleicht man damit die Vorgänge bei Marsilia, wie sie Hanstein beschrieben hat[5], so zeigt sich, dass die Segmentirung der Stammscheitelzelle mit der von Fontinalis und Equisetum in der Hauptsache übereinstimmt, sie ist dreireihig nach $^1/_3$ Divergenz; wie bei Fontinalis entstehen die Blätter durch Vorwölbung der Segmentzellen; allein die Blätter sind hier nicht dreireihig, wie bei Fontinalis, und nicht quirlig, wie bei Equisetum, sondern zweireihig geordnet; die nächste Ursache ist darin zu suchen, dass der Stamm sammt seinem

1) Lorentz: Moosstudien. Leipzig 1864.

2) Vergl. die ausgezeichnete Darstellung Leitgeb's für Sphagnum im Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wiss. Wien 1869, Märzheft.

3) Vergl. Hofmeister, allgem. Morphologie, p. 494, und Müller, Bot. Zeitung 1869, eine allgem. morpholog. Studie, Taf. IX, Fig. 24. In solchen Fällen kann man in der That das Verhalten der Scheitelzelle so auffassen, als ob sie um ihre Axe rotire, wie ich es in der ersten Aufl. gethan habe; jedoch scheint mir die dortige Darstellung für den Anfänger heute nicht mehr geeignet.

4) Rees, Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. VI, p. 216.

5) J. Hanstein in Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. IV, p. 252.

Vegetationspunkt horizontal liegt; er hat eine Ober- oder Rückenseite und eine Unter- oder Bauchseite; die Segmente der Scheitelzelle bilden zwei rückenständige Reihen und eine auf der Bauchseite; nur jene erzeugen Blätter, diese Wurzeln. Offenbar ist hier die horizontale Lage des Stammes und seiner bilateralen Ausbildung die Ursache davon, dass nur die Oberseite Blätter bildet, und da dort die Segmente zweireihig liegen, giebt es zwei Blattreihen, deren Blätter durch eine Zickzacklinie verbunden gedacht werden können. Ein weiteres Moment der Verschiedenheit gegenüber Fontinalis und Equisetum tritt nun aber noch dadurch auf, dass bei Marsilia nicht jedes Segment der beiden Rückenreihen je ein Blatt bildet, sondern es bleiben bestimmte Segmente (nach Hanstein) steril, sie bilden die Internodien, die bei Fontinalis und Equisetum ursprünglich fehlen und erst durch weitere Differenzirung und intercalares Wachsthum später entstehen. — Aehnlich wie bei Fissidens entstehen auch bei Pteris aquilina und bei Salvinia die Segmente der Stammscheitelzelle zweireihig; die Blattstellung ist aber in allen Fällen sehr verschieden; der Unterschied des Wachsthums macht sich zunächst in der entschieden horizontalen Lage der Stämme der letztgenannten Pflanzen geltend, ebenso sehr aber durch den Umstand, dass hier die Segmente selbst noch ein starkes Dicken- und Längenwachsthum und Theilungen erfahren, bevor die Blattanlagen auftreten, es sind nicht die eben entstandenen Segmentzellen, sondern bestimmte Theilungsproducte derselben, weit abliegend von dem Stammscheitel, aus denen die Blattanlagen hervortreten; diess ist bei Pteris und Salvinia gemeinsam; aber in den Theilungen der Segmente und im gesammten Wachsthum des Stammes treten bei beiden namhafte Unterschiede auf, und Pteris aquilina bildet an seinen unterirdischen dicken horizontalen Sprossen zwei fast rückenständige Blattreihen alternirend, Salvinia aber an seinen auf Wasser schwimmenden dünnen Sprossen alternirende Quirle, deren Glieder eine sehr eigenthümliche, der Bilateralität und dem horizontalen Wuchs entsprechende Entstehungsfolge zeigen.

Die genetischen Momente, welche für die Blattstellung der Kryptogamen durch die Segmentirung der Scheitelzelle und das fernere Verhalten der Segmente anschaulich werden, fehlen bei den Phanerogamen, wo die Blätter aus einem kleinzelligen Vegetationskegel hervorsprossen, dessen Gewebe sich wie eine fast homogene plastische Masse verhält. Hier können die nächsten Ursachen, welche den Ort eines neuauftretenden Blattes oder Sprosses bestimmen, nicht mehr schrittweise auf das Verhalten einer Scheitelzelle zurückverfolgt werden; die nächsten sichtbaren Ursachen liegen hier vielmehr in der Stellung schon vorhandener Blätter, in ihrem Breitenwachsthum, in der Form und dem Umfang des Vegetationskegels, in der Neigung desselben gegen die Vertikale und seiner Beziehung zu der Grösse des Muttersprosses u. s. w.; Verhältnisse, die, wie schon unter 5) erwähnt wurde, von Hofmeister ausführlich besprochen sind. Die dort hervorgehobene Regel, dass seitliche Sprossen über der Mitte der grössten Lücke entstehen, welche die jüngsten benachbarten Sprossungen übrig lassen, enthält ein ursächliches Moment für die Bestimmung des Entstehungsortes neuer Glieder und kann sogar auf die ersten Blätter seitlicher Sprosse übertragen werden, die zu dem Mutterblatt oder Stützblatt gewöhnlich eine bestimmte Beziehung zeigen: bei den Monocotylen nämlich pflegt das erste Blatt eines Axelsprosses auf der Hinterseite desselben, d. h. der Mutteraxe zugekehrt, zu stehen, bei den Dicotylen be-

ginnt der Axelspross dagegen gewöhnlich mit zwei Blättern, welche rechts und links von der Mediane des Mutterblattes stehen, also in die freien, dem Druck am wenigsten ausgesetzten Räume fallen, die zwischen Mutterblatt und Abstammungsaxe liegen.

Wie schon diese kurzen Andeutungen zeigen, kann die Forschung bezüglich der Stellungsverhältnisse für jetzt nicht viel mehr thun, als in jedem einzelnen Fall die vorausgehenden und begleitenden Erscheinungen, sowie diejenigen Kräfte, welche durch ihre Richtung einen Einfluss auf den Entstehungsort eines Organs üben können, aufsuchen, und wenn diess in einer hinreichenden Zahl von Fällen geschehen ist, durch Vergleichung allgemeinere Regeln aufstellen. Hier, wie bei allen anderen Forschungen an Organismen, tritt uns aber immer in erster Linie ein Moment von grosser Bedeutung entgegen, welches die nächsten Anhaltspunkte liefert; es liegt diess in dem Complexe von Eigenschaften, welche den Charakter der natürlichen Gruppe, Klasse, Ordnung bestimmen. Dadurch dass eine Pflanze sich als Mitglied einer bestimmten Klasse, z. B. der Moose, Farne, Equiseten, Rhizocarpeen oder Phanerogamen u. s. w. zu erkennen giebt, ist ihr eine Summe von Eigenschaften zugesprochen, die als solche in Rechnung zu ziehen ist. Beachtet man zumal die durch die Descendenztheorie eröffneten Gesichtspunkte, so tritt in dem Gesetz der Erblichkeit und der zweckmässigen Ausstattung der Organe mit bestimmten Eigenschaften die Schwierigkeit, ja Unmöglichkeit hervor, die Ursachen irgend einer morphologischen Erscheinung anders als historisch darzulegen; die organischen Formen sind nicht das Resultat einmal gegebener Combinationen von Kräften und Stoffen, die immer wieder genau in derselben Weise zur Geltung kommen, wie bei einem sich lösenden und dann wieder anschiessenden Krystall, sondern sie sind das Resultat erblich sich wiederholender und zugleich veränderlicher Combinationen, die zu ihrem Verständniss auf Vergangenes, nicht mehr unmittelbar Gegebenes hinweisen.

Bei der Charakteristik der Klassen im II. Buch wird sich vielfach Gelegenheit bieten, Stellungsverhältnisse im Einzelnen genauer zu betrachten; zur Vorbereitung wird das oben Gesagte genügen. Nachträglich mögen hier noch einige Bemerkungen über die Spiraltheorie in der Lehre von der Blattstellung Raum finden. Schon das im Text Mitgetheilte zeigt, dass die von der Spiraltheorie verlangte und angewendete Construction in manchen Fällen nicht durchführbar, in anderen willkürlich und ohne Beziehung zur Entwickelungsgeschichte, in manchen Fällen einfach bedeutungslos ist, dass schliesslich nur die Fälle sich der Spiralconstruction ungezwungen darbieten, wo der Spross 3 oder mehr Reihen von Blättern, einzeln und gleichmässig nach allen Richtungen hin vertheilt, bildet. Die Entwickelungsgeschichte weist oft auf ganz andere Constructionen hin, selbst in solchen Fällen, wo die Spirale noch geometrisch möglich ist. Aber auch in solchen Fällen, wo die Verbindung der Blätter nach ihrer Altersfolge durch eine den Stamm immer nach derselben Richtung umlaufende Spirale möglich und selbst für die Anschauung vortheilhaft ist, liegt doch in den entwickelungsgeschichtlichen Verhältnissen kein genügender Grund zu der Annahme, dass wirklich auch das Wachsthum der erzeugenden Axe selbst einer Spirale folge; es würde diess zuerst von Hofmeister bereits in der Botan. Zeitung 1867, Nr. 5, 6, 7 ausführlich widerlegt und in seiner allgemeinen Morphologie p. 481 nochmals betont; auf seine Darstellungen ist hier zu verweisen, da auch nur ein kurzer Auszug für den Raum dieses Lehrbuchs zu lang würde.

Mit der Spiraltheorie, die man von der Lehre der Blattstellung wohl zu unterscheiden hat, hängt eine andere, ungemein sonderbare Vorstellungsweise der Divergenzen nahe zusammen. Man glaubte nämlich eine Art von Naturgesetz zu finden, indem man bemerkte,

dass einige der am häufigsten vorkommenden constanten Divergenzen $^1/_2$, $^1/_3$, $^2/_5$, $^3/_8$, $^5/_{13}$ und manche seltener vorkommenden wie $^8/_{21}$, $^{13}/_{34}$, $^{21}/_{55}$, $^{55}/_{144}$ u. s. w.[1]) sich als Partialwerthe des Kettenbruches $\cfrac{1}{2+\cfrac{1}{1+\cfrac{1}{1\ldots\ldots}}}$ darstellen lassen. Wäre es nun möglich, sämmtliche Blattstellungen ohne Ausnahme auf diese Weise durch einen einzigen Kettenbruch in Verbindung zu setzen, so hätte man wirklich eine Art Naturgesetz, dem freilich jede causale Beziehung fehlt, welches daher wie ein unerklärtes Wunder dastehen würde. So schlimm ist es jedoch nicht; es giebt viele Blattstellungen, die sich jenem Kettenbruch nicht unterordnen; um nun die Methode durchzuführen, construirte man neue Kettenbrüche, z. B. $\cfrac{1}{3+\cfrac{1}{1+\cfrac{1}{1\ldots}}}$ oder $\cfrac{1}{4+\cfrac{1}{1+\cfrac{1}{1\ldots\ldots}}}$ u. s. w., von denen freilich meist nur ein oder zwei Partialwerthe wirklich als Divergenzen aufzufinden sind. Da man nun für jede Blattstellung, die sich den vorhandenen Kettenbrüchen nicht einordnet, sogleich einen neuen construiren kann, so ist es natürlich möglich, alle Blattstellungsdivergenzen nach dieser Methode darzustellen, aber ebenso natürlich ist es, dass damit die Methode selbst jede tiefere Bedeutung verliert; kämen an einer und derselben Sprossaxe oder an einer Axenkette nur solche Divergenzen vor, die als Partialwerthe eines und desselben Kettenbruchs sich darstellen, oder kämen die Werthe eines und desselben Kettenbruchs ausschliesslich bei einer Gattung, Familie, Ordnung vor, so wäre auch dann noch die Methode von Werth; das ist aber nicht der Fall. — Da nun ferner eine thatsächliche Beziehung der Methode zur Entwickelungsgeschichte, zur Systematik der Pflanzen, zur Mechanik des Wachsthums trotz der unzähligen Beobachtungen sich nicht herausstellt, so ist es mir schlechterdings unmöglich einzusehen, welchen Werth die Methode für eine tiefere Einsicht in die Stellungsgesetze haben könnte. Aber auch als mnemotechnisches Hilfsmittel scheint sie mir nicht nur überflüssig, sondern auch schädlich, da ihre Anwendung die Aufmerksamkeit von den wichtigen Verhältnissen ablenkt.

§ 27 **Wachsthumsrichtungen**[2]). 1) An jedem Thallus, Zweig, Stamm, Blatt, Haar und an jeder Wurzel unterscheidet man leicht zwei einander gegenüberliegende Enden, die Basis und die Spitze (Scheitel). Die Basis bezeichnet den Ort, wo das Glied entstand und zu wachsen begann; die Spitze liegt nach der Richtung hin, welche das Wachsthum verfolgt. — Die Richtung von der Basis zum Scheitel ist die Längsrichtung des betreffenden Gliedes. Ein in dieser Richtung geführter Schnitt oder eine in ihr gedachte Ebene heisst ein Längsschnitt. — Senkrecht auf der Längsrichtung steht die Querrichtung, senkrecht auf dem Längsschnitt der Querschnitt des Gliedes.

2) In jedem Querschnitt eines Gliedes findet sich ein Punkt, um welchen sich die innere Structur und die äusseren Umrisse so anordnen, dass er als **organischer Mittelpunkt** des Querschnitts betrachtet werden muss; jede von diesem Punkt aus nach einem Punkt der Peripherie gezogene Linie ist ein Radius; jedes kleinere Flächenstück des Querschnitts zeigt in seiner Structur eine der

---

1) Es ist hierbei zu beachten, dass es ungewiss bleibt, ob so complicirte Divergenzen jemals der ersten Anlage nach vorkommen, oder ob sie nicht überall Folge complicirter Verschiebungen sind, worüber die directe Beobachtung der Vegetationspunkte gerade in diesen Fällen keinen sicheren Aufschluss giebt.

2) H. v. Mohl: Über die Symmetrie der Pflanzen in seinen Vermischten Schriften, 1846. — Wichura, Flora 1844, p. 161 ff. — Hofmeister: Allgemeine Morphologie. Leipzig 1868, § 1 u. § 23, 24. — Pfeffer: Arbeiten des botan. Instituts in Würzburg 1871, p. 77.

Peripherie und eine diesem Centrum zugekehrte Seite, die gewöhnlich verschieden ausgebildet sind und sich von den Seiten unterscheiden, welche verschiedenen Radien zugekehrt sind; Verhältnisse, die zumal am Querschnitt verholzter Stämme und an allen Wurzeln leicht zu erkennen, aber auch in allen anderen Fällen, selbst bei einzelligen Pflanzen und Haaren leicht zu ermitteln sind. Der organische Mittelpunkt des Querschnitts braucht nicht mit dem geometrischen Mittelpunkt zusammenzufallen und thut es gewöhnlich auch nicht, wie die Querschnitte der meisten Blattstiele und horizontaler Zweige mit »excentrischem« Mark leicht erkennen lassen.

3) Denkt man sich die organischen Mittelpunkte sämmtlicher Querschnitte eines Gliedes durch eine Linie verbunden, so ist diess die Längsaxe oder Wachsthumsaxe des Gliedes. Die Wachsthumsaxe kann eine gerade oder eine krumme Linie sein; sie kann an den jüngeren Theilen (näher der Spitze) krumm sein und bei weiterer Entwickelung (weiter rückwärts von der Spitze) gerade werden (Salvinia, Utricularia) oder umgekehrt. — Eine Ebene, welche durch das Glied so gelegt wird, dass sie die Axe enthält, heisst ein axiler Längsschnitt. Ist die Axe in einer Ebene gekrümmt, so fällt diese mit einem axilen Längsschnitt zusammen; ist die Axe gerade, so sind zahlreiche oder unendlich viele axile Längsschnitte möglich.

Das Wachsthum in Richtung der Längsaxe ist gewöhnlich intensiver (rascher) und dauert auch meist länger als in den Querrichtungen, wie die meisten Stämme (Halme, Blüthenstengel, Schäfte, Palmenstämme), langen Blätter, alle Wurzeln, die meisten Haare und Thallome deutlich zeigen. Für die allgemeine Begriffsbestimmung ist dieses Merkmal aber nicht brauchbar; es giebt nämlich Fälle, wo es fraglich scheint, ob das Wachsthum in Richtung der Längsaxe dauernder oder intensiver ist als in den radialen Richtungen, so z. B. am Stamm von Isoëtes, am Prothallium mancher Polypodiaceen. Das Merkmal ist aber auch überflüssig für die Bestimmung der Längsaxe, denn man erkennt ihre Richtung immer aus der Lage der Basis und Spitze eines Gliedes, und ihre Lage im Querschnitt (der organische Mittelpunkt) ist aufzufinden, ohne dass man über die Wachsthumsverhältnisse sonst etwas kennt; man ist immer im Stande, auch ohne über Dauer und Intensität des Wachsthums unterrichtet zu sein, zu bestimmen, was Längs- und was Querschnitt eines Gliedes ist, ja man kann diess an einem sehr kleinen Bruchstück desselben bestimmen; an einer Mamillaria, einem Melocactus oder Cereus ist es ebenso leicht, in früher Jugend, wo diese Cacteen nicht selten ebenso dick als lang sind, wie später, wo sie viel länger als dick sind, die Längsaxe des Wachsthums zu bestimmen; ebenso ist es bei dem sogen. Zwiebelkuchen, bei manchen Knollen (Crocus) und Früchten (z. B. manche Kürbisse, deren Querdurchmesser viel länger ist, als ihre Längsaxe).

Das Wachsthum der Wurzeln und Stämme in Richtung der Längsaxe ist meist unbegrenzt, das der Blätter und Haare meist begrenzt; doch kommen auch die umgekehrten Verhältnisse vor. Ist das Wachsthum unbegrenzt, so pflegen sich die Verhältnisse längs der Axe beständig zu wiederholen, die sich nach und nach bildenden Querabschnitte sind unter sich ähnlich, die daraus hervorsprossenden Seitenglieder (Zweige, Blätter, Seitenwurzeln u. s. w.) sind gleichartig, oder sie zeigen einen sich wiederholenden Wechsel ihrer Ausbildung; so z. B. bei Moosstämmchen, Equisetenrhizomen, Hauptstämmen von Coniferen u. s. w. Ist

dagegen das Wachsthum längs der Axe begrenzt, führt es zu einem bestimmten Abschluss, so sind die entstehenden Querabschnitte unter sich ungleich, ihre Auswüchse zeigen eine in gleichem Sinne fortschreitende Veränderung (Metamorphose); so bei den meisten Blättern, deren basale Portionen sich meist auffallend anders gestalten als die der Spitze näheren, ebenso bei den Stämmen der Angiospermen mit terminaler Blüthe, die z. B. mit Niederblattbildung anfangen, zur Laubblattbildung fortschreiten und dann durch Hochblattbildung zur Formation der Blüthenblattgebilde übergehen, um mit der Erzeugung der Fruchtblätter zu schliessen.

Begrenzt ist das Wachsthum längs der Axe immer dann, wenn am Scheitel echte Dichotomie stattfindet; gegenüber dem vorigen Fall tritt dabei die Eigenthümlichkeit hervor, dass die Gabelzweige die Ausbildungsweise ihres gemeinsamen Fussstückes wiederholen und fortsetzen (Fucus, Selaginella), doch können einzelne Gabelzweige ohne Dichotomie ihr Wachsthum beendigen, indem sie fructiticiren.

4) Denkt man sich einen axilen Längsschnitt durch ein Glied gelegt, so können die Gestaltverhältnisse rechts und links davon gleichartige, aber in entgegengesetzter Richtung angeordnete sein, ähnlich wie die rechte und linke Körperhälfte des Menschen. Sind die Gestaltverhältnisse der beiden Hälften so gleichartig, dass die eine das Spiegelbild der anderen darstellt, so sind sie s y m m e t r i s c h, und die theilende Ebene zwischen ihnen heisst eine Symmetrieebene. Symmetrie in diesem strengsten Sinn ist bei den Pflanzen sehr selten (am ehesten noch bei vielen Blüthen und Stämmen mit decussirten Wirteln) zu finden); das Wort Symmetrie wird daher häufig in einem laxeren Sinne verwendet. Häufig lassen sich durch ein Glied (einen Spross, eine Wurzel) zwei, drei, vier oder mehr symmetrisch theilende Ebenen legen, die sich sämmtlich in der Wachsthumsaxe schneiden. Solche Glieder sollen polysymmetrische heissen; die sogenannten regelmässig ausgebildeten Blüthen, die Stämme mit genau alternirenden Quirlen und die meisten Wurzeln sind polysymmetrisch. Ist dagegen nur eine symmetrisch theilende Ebene denkbar, wie bei den Blüthen der Labiaten, Papilionaceen[1], bei Stämmen mit zweireihig geordneten Blättern (wo die Mediane der beiden Blattreihen zugleich die Symmetrieebene ist), bei den Thallussprossen von Marchantia und den meisten Blättern, so nenne ich die Objecte monosymmetrisch, einfach symmetrisch. Die Monosymmetrie ist indessen nur ein besonderer Fall der allgemeiner vorkommenden bilateralen oder zweiseitigen Bildung; sie besteht darin, dass rechts und links von einem axilen Längsschnitte des Gliedes ganz ähnliche Wachsthumsvorgänge stattfinden, aber doch so, dass die beiden Hälften einander nicht gerade wie Spiegelbilder gegenüber liegen müssen. So sind z. B. die Blätter der Begonien (Schiefblätter) zwar nicht symmetrisch, aber doch bilateral; die eine Hälfte rechts vom Mittelnerv der Lamina ist grösser und etwas anders geformt als die andere links vom Mittelnerv; ähnlich ist es bei Ulmus. Bloss bilateral, ohne monosymmetrisch zu sein, sind auch die Hälften eines Sprosses mit zweireihig alternirenden Blättern, wenn wir ihn senkrecht zu der gemeinsamen Mediane der sämmtlichen Blätter theilen; die beiden Hälften tragen je eine

1) A. Braun nennt monosymmetrische Blüthen zygomorph, ein Ausdruck, der als Synonym für monosymmetrisch auch sonst verwendbar wäre.

Blattreihe, die eine ist aber nicht das Spiegelbild der anderen, da die Blätter beider Reihen auf verschiedenen Höhen entspringen. Wo wirklich monosymmetrische Bildung vorkommt, da kann sie als ein besonderer Fall der bilateralen betrachtet werden; diese ist daher als die allgemeiner vorkommende Erscheinung für uns zunächst die wichtigere.

Dasselbe Verhältniss wie zwischen Monosymmetrie und Bilateralität, besteht übrigens auch zwischen der Polysymmetrie und der Multilateralität; auch die Polysymmetrie ist nur als ein besonderer Fall der multilateralen Bildung zu betrachten; diese letztere ist nämlich überall da vorhanden, wo man durch axile Längsschnitte mehrere Hälftenpaare herstellen kann, und zwar so, dass die beiden Hälften jedes Paares einander wohl ähnlich sind, aber nicht gerade genau symmetrisch, wie ein Object mit seinem Spiegelbild. So können die kurzen Stämme von Sempervivum, Aeonium mit ihren Blattrosetten, die Zapfen der Pinusarten mit ihren Schuppen wohl durch zahlreiche Längsschnitte halbirt werden, die so entstehenden Hälften sind aber niemals symmetrisch, weil die Blätter und Schuppen spiralig geordnet sind, und eine Spirale oder Schraube ist niemals symmetrisch theilbar; insofern aber die schraubig geordneten Blätter in 3, 4, 5, 8, 13 . . . Orthostichen stehen, kann man den Spross selbst als einen drei-, vier-, fünf-, acht-, dreizehnseitigen u. s. w. bezeichnen.

Als der allgemeinste Unterschied bleibt also der zwischen bilateralen und multilateralen Bildungen übrig; in beiden Fällen kann die Lateralität zur Symmetrie sich steigern, jene zur Monosymmetrie, diese zur Polysymmetrie. Als Extreme erscheinen einerseits die Wurzeln mit kreisrundem Querschnitt, andererseits die meisten Blätter und blattähnlichen Sprosse mit nur zwei symmetrischen Hälften. Nimmt man indessen bei den Wurzeln auf die Zahl ihrer Fibrovasalstränge Rücksicht, so reducirt sich die anscheinend unendliche Zahl ihrer Symmetrieebenen meist auf 2, 3, 4, 5.

Um nun für die Besprechung derartiger Verhältnisse eine bequeme Ausdrucksweise zu gewinnen, kann man jeden Längsschnitt, welcher zwei ähnliche Hälften liefert, als einen Hauptschnitt oder Hauptebene bezeichnen; sind die beiden Hälften symmetrisch, so ist es ein Symmetrieschnitt (-ebene). Bilaterale Gebilde haben also einen Hauptschnitt, multilaterale zwei oder mehr Hauptschnitte.

5) Die Lateralität und die Symmetrieverhältnisse zeigen zweierlei wichtige Beziehungen, je nachdem man die Glieder einer Pflanze unter sich selbst vergleicht oder sie in ihren Richtungsverhältnissen zur Aussenwelt, zur Schwere, zum Licht, zum Druck äusserer Gegenstände betrachtet.

Vergleicht man die Glieder einer Pflanze unter sich, so zeigt sich z. B., dass die Hauptschnitte der Blätter sämmtlich in einer Ebene auf entgegengesetzten Seiten des Stammes liegen können, dann ist der Spross selbst bilateral, oder sie liegen in zwei Ebenen, die sich rechtwinkelig kreuzen, dann ist der Spross vierseitig, z. B. dann, wenn er decussirte zweigliedrige Quirle trägt, ein Fall, der sich bezüglich anderer Verhältnisse, wie die Erfahrung zeigt, der Bilateralität eng anschliesst und als doppelte Bilateralität bezeichnet werden könnte. In diesen Fällen sind die Hauptschnitte der Blätter auch zugleich Hauptschnitte des Stammes, bei Salvinia, Marsilia, Polypodium aureum, Pteris aquilina dagegen liegen die Hauptschnitte der geradreihig geordneten Blätter rechts und links von dem einzigen

Hauptschnitt des bilateralen Stammes, was hier mit dem horizontalen Wuchs eng zusammenhängt.

Die Beziehung der Lateralität und Symmetrie zur äusseren Umgebung der Pflanze macht sich z. B. darin geltend, dass multilaterale Sprosse meist aufrecht wachsen, während bilaterale gewöhnlich horizontal liegen und zwar so, dass der Hauptschnitt vertikal steht; viele bilaterale Sprosse schmiegen sich mit einer Seite einer horizontalen, schiefen oder vertikalen Unterlage dicht an, wie die Marchantien, Jungermannien, Hedera Helix u. s. w., und dann steht der Hauptschnitt senkrecht auf der Unterlage. Bilaterale Gebilde, Blätter oder ganze Sprosse und Sprosssysteme bilden gewöhnlich ihre beiden Seiten, auf denen der Hauptschnitt senkrecht steht, mit Bezug auf die Aussenwelt verschieden aus, so dass man ausser einer rechten und linken Hälfte (rechts und links vom Hauptschnitt) auch eine Ober- und Unterseite, eine anliegende und freie Seite, eine Schatten- und Lichtseite deutlich unterscheidet, und gerade hierin tritt die Beziehung der Lateralität zur Aussenwelt am deutlichsten hervor.

Es muss indessen in jedem speciellen Fall der genaueren Untersuchung überlassen bleiben, in wiefern die Lage der Hauptschnitte der Glieder einer Pflanze durch innere Wachsthumsverhältnisse oder durch äussere Einflüsse geregelt wird [1]), eine Frage, die selten befriedigend zu beantworten ist, wenn nicht Experimente darüber entscheiden. In diesem Sinne sind die von Mirbel schon 1835 begonnenen, 1870 von Dr. Pfeffer (l. c.) mit grösserem Erfolg fortgesetzten Untersuchungen an Marchantia polymorpha von besonderem Interesse. Der Letztgenannte zeigte, dass die beiden flacheren Seiten der Brutknospen dieses Lebermooses gleichwerthig sind: d. h. jede der beiden Seiten ist im Stande, Wurzelhaare zu bilden, wenn sie nach unten gekehrt ist oder einem festen Körper anliegt. Die Bilateralität und der Gegensatz von Bauch- und Rückenseite bildet sich erst an dem aus der Brutknospe hervorwachsenden flachen Sprosse aus. Die beleuchtete Seite der Sprosse, wie auch deren Lage sein mag, wird unter allen Umständen die Spaltöffnungen bildende Oberseite, die beschattete Seite zur Unterseite, welche Wurzelhaare und Blattlamellen hervorbringt. Auch nachdem die Seitensprosse sich gebildet haben, ist die Brutknospe selbst noch beiderseits gleichwerthig. Aehnliche Verhältnisse mögen wohl auch an den keimenden Sporen kriechender Jungermannien und bei der Prothalliumbildung der Farne obwalten, wo aber genauere Untersuchungen noch fehlen; bei letzteren ist nur so viel bekannt, dass bei stärkerer Beleuchtung von einer Seite her die Ebene des Hauptschnitts in die Richtung des stärksten Lichtstrahls fällt, und die Wachsthumsaxe mit ihrem Scheitel sich dem Schatten zukehrt (Wigand).

Das im Paragraphen Gesagte sollte nur die wichtigsten Begriffe definiren und Gesichtspunkte aufweisen, die bei derartigen Betrachtungen zur Geltung kommen; die Resultate, die sich durch sie gewinnen lassen, können hier nicht in Extenso mitgetheilt werden; da sich eine bestimmte Theorie als Gemeingut der Wissenschaft noch nicht herausgebildet hat, so müsste eine ausführlichere Darstellung mit zahlreichen Einzelnheiten und kritischen Auseinandersetzungen auftreten, was hier der Raum nicht gestattet. Jedoch mögen einige bedeutsame Thatsachen in aphoristischer Weise nachträglich hier angeführt werden.

---

1) Vergl. Hofmeister: allgem. Morphologie. 1868, § 23 u. 24.

1) Bezüglich der Richtung der Wachsthumsaxe scheint es allgemeine Regel, dass die Entstehung eines neuen Individuums mit dem Auftreten einer neuen Wachsthumsrichtung zusammenhängt: sehr auffallend ist diess bei den Schwärmsporen von Oedogonium (Fig. 4 auf pag. 9), deren Längsaxe quer zu der des erzeugenden Fadens steht und zur Längsaxe der neuen Pflanze wird; ähnlich ist es bei der Entstehung neuer Fäden von Nostoc und Rivularia (vergl. II. Buch, Algen). Für viele Kryptogamen fehlt es an betreffenden Untersuchungen, oder die Nachweisung würde hier zu weit führen; es sei nur beispielsweise hervorgehoben, dass die Wachsthumsaxe des Embryos der Farne und Rhizocarpeen entschieden quer zu der Axe des Archegoniums liegt. Bei den Phanerogamen ist die Wachsthumsrichtung des embryonalen Stammes der der Samenknospe entgegengesetzt; der junge Stammscheitel bildet sich abgewendet von dem Scheitel der Samenknospe und wächst in dieser Richtung fort. Von diesem Verhalten macht die Bildung der Moosfrucht eine Ausnahme, wenn man dieselbe als ein neues Individuum gelten lässt, was freilich sehr fraglich scheint; sie wächst in derselben Richtung wie das Archegonium und selbst in der Richtung der Stammaxe bei scheitelständigem Archegonium.

Eine zweite Bemerkung betrifft die Fixirung der Basis der Wachsthumsaxe; bei allen seitlichen Gliedern und Gabelzweigen ist die Basis ohnehin der fixe Punkt, an welchem die Verzweigung oder Neubildung begann; aber auch bei der Neubildung einer Wachsthumsaxe aus Schwärmsporen und befruchteten Eizellen beginnt das Wachsthum in einer bestimmten Richtung erst, nachdem sich eine Zelle festgesetzt hat; so bei allen Schwärmsporen, die erst dann zu Schläuchen und Fäden auswachsen, wenn ihr hyalines, bei dem Schwärmen vorderes Ende sich irgendwo festgesetzt hat, wäre es auch nur an der Oberfläche des Wassers (dem sogen. Wasserhäutchen). Auch die keimende Spore der Farne und Equiseten treibt frühzeitig ein Wurzelhaar, das sie an die Unterlage befestigt (die Macrospore der Rhizocarpeen und Selaginellen bedarf dessen bei ihrer Schwere nicht); ähnlich beginnt auch das Längenwachsthum des Phanerogamenembryos erst dann, wenn er an seinem Hinterende dem Scheitel des Embryosackes angewachsen ist; der geschlechtlich erzeugte Embryo der Gefässkryptogamen befestigt sich seitlich durch den sogen. Fuss im Gewebe des Prothalliums.

Nur bei einigen Algen von einfachstem Bau unterbleibt die Fixirung eines Punktes des sich neu constituirenden Pflanzenkörpers an einem äusseren Gegenstand (als welcher hier auch jeder Theil des Mutterkörpers gilt), und damit fällt der Gegensatz von Basis und Scheitel weg; das Wachsthum kann dann nach verschiedenen, selbst entgegengesetzten Richtungen hin Gleichartiges produziren; es entstehen einfache Fäden, an denen ein Vorder- und Hinterende nicht mehr zu unterscheiden ist, wie bei manchen Desmidien und Diatomeen, oder runde Zellfamilien, wie bei den Gloeocapsen.

Ist aber ein fester Punkt als Basis einmal gegeben, so findet das Längenwachsthum von diesem aus nur nach einer Richtung hin gleichartig statt, d. h. was in dieser Richtung hervorwächst, ist ein Glied von morphologisch bestimmtem Charakter. Es ist hierdurch der Fall nicht ausgeschlossen, dass auch nach entgegengesetzter Richtung hin ein neues Wachsthum eintritt; das Glied aber, welches in dieser Richtung entsteht, ist von morphologisch anderer Natur; so ist es z. B. bei den Embryonen der Phanerogamen, bei denen die Hauptwurzel nach J. Hanstein's neuen Untersuchungen in der That so entsteht, dass man ihre Längsaxe als die rückwärts fortgesetzte Verlängerung der Stammaxe betrachten muss[1]).

2) Bezüglich der Symmetrieverhältnisse ist die Thatsache hervorzuheben, dass die dichotomische Verzweigung sich häufig in einer und derselben Ebene bei Thallomen (Fucaceen, Metzgeria), Stämmen (Marchantia, Selaginella), Blättern (bei manchen Farnen) wiederholt; gewöhnlich findet dann auf beiden Seiten der Dichotomieebene eine verschiedene Ausbildung statt, indem die eine Seite der Sprosse sich dem Boden oder auf-

1) Hiermit sind die in erster Aufl. von mir ausgesprochenen Zweifel über die Lage der Hauptwurzel am Embryo gelöst (Genaueres II. Buch, Phanerogamen).

rechten Gegenständen dicht anschmiegt (Lebermoose), oder die eine Seite sich dem Licht, die andere sich dem Schatten zukehrt (Selaginella): in solchen Fällen sind die Sprosse auch in Richtung der Dichotomieebene breiter. Wo eine solche verschiedene Ausbildung zweier Seiten nicht auftritt, wie bei Lycopodium (zumal L. Selago nach Cramer), da kann die Dichotomie consecutiver Gabeläste in verschiedenen Ebenen eintreten; diess gilt auch für die Wurzeln der Lycopodiaceen (vergl. Nägeli und Leitgeb und Pfeffer l. c. p. 97).

Gewöhnlich ist es, wie schon erwähnt, ohne experimentelle Untersuchung unmöglich, zu bestimmen, ob die Lage des Hauptschnitts bilateraler Sprosse und Blätter zunächst von ihrer Beziehung zum Muttersspross abhängt oder durch äussere Beziehungen, wie Druck, Schwere, Licht, direct veranlasst wird [1]; gewöhnlich zeigt die Lage des Hauptschnitts gleichzeitig bestimmte Beziehungen zum Muttersspross, wie zur der Richtung der Schwere, des Lichts und des Drucks (letzteres bei angeschmiegten Kletterpflanzen, wie Epheu, Jungermannien u. s. w.), und es ist sogar wahrscheinlich, dass innere und äussere Ursachen gewöhnlich zusammenwirken, um gleich bei der Entstehung eines Gliedes seiner Längsaxe eine bestimmte Richtung und seinen seitlichen Sprossungen bestimmte Lagen zu geben; bei der weiteren Ausbildung können sich die Lagenverhältnisse ändern und neue Beziehungen zu der Abstammungsaxe und zu äusseren Einflüssen zeigen.

In dieser Hinsicht sind die zweireihig alternirend belaubten horizontalen Seitensprosse zahlreicher Holzpflanzen unter den Dicotylen hervorzuheben. Ihr Hauptschnitt steht vertical, ihre Blattreihen rechts und links: die den Winter über ruhenden Axelknospen dieser Blätter zeigen eine ganz andere Lage ihrer Theile; die Axe der Knospe ist der des Muttersprosses parallel, sie trägt ihre Blätter in einer dem Zenith und einer dem Erdboden zugekehrten Reihe (Fig. 147); die Mittelrippen der gefalteten Blätter sind immer nach aussen gekehrt, von der Mutteraxe weggewendet; der Hauptschnitt des ganzen bilateralen Sprosses (der Knospe) liegt horizontal. Wenn aber im Frühjahr die Knospe sich entfaltet, so erfolgt eine Drehung ihres Axengebildes derart, dass der Hauptschnitt eine verticale Lage annimmt, die vorspringenden Mittelnerven der Blätter sich nach unten wenden, indem die Laminalappen mit den früher zusammengeneigten Seiten sich nach oben kehren; damit gewinnt der Seitenspross eines horizontalen Muttersprosses dieselbe Lage wie dieser selbst. Man könnte die Thatsache, dass die beiden Blattreihen innerhalb der Seitenknospe auf der Ober- und Unterseite, also beide in der Verticalebene entstehen, auf einen unmittelbaren Einfluss der Schwerkraft zurückführen wollen; allein dem widerspricht neben anderen Thatsachen die, dass die Lage der Endknospe [2] des horizontalen Muttersprosses gewöhnlich von Anfang an eine andere

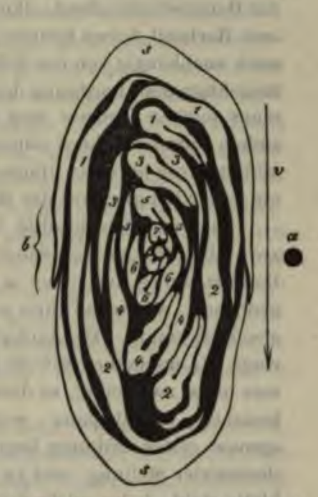


Fig. 147. Seitenknospe eines horizontalen Zweiges von Cercis canadensis (im December), in verticalem Querschnitt; 1, 2 . . . 7 die consecutiven Blätter mit ihren ebenso bezeichneten Nebenblattpaaren. Die äusseren Knospenschuppen sind weggelassen, die beiden inneren mit 3, 3 bezeichnet. In der Mitte der Vegetationskegel der Knospe. *b* Stellung des Stützblattes der Knospe, *a* Lage der Axe des Muttersprosses, *v* Richtung der Schwerkraft.

[1] Dieses Thema ist, von anderen Gesichtspunkten ausgehend, von Hofmeister (allgem. Morphologie, § 23 u. 24) behandelt worden; bezüglich der Thatsachen selbst finde ich jedoch Manches anders, und in der Interpretation derselben komme ich zu wesentlich anderen Resultaten, was hier nicht ausführlich dargelegt werden kann.

[2] Es ist für unseren Zweck einstweilen gleichgiltig, ob die Knospe am Ende des horizontalen Sprosses die wahre Endknospe desselben oder eine geförderte Seitenknospe bei verkümmernder Endknospe ist, wie bei Cercis und Corylus. Mit Rücksicht auf die Lage der Endknospe ist es auch gleichgültig, dass zuweilen die Seitenknospen ihren Hauptschnitt nicht ganz horizontal, sondern ein wenig schief nach unten und aussen stellen, wie bei Corylus, Celtis u. a.

ist; bei Cercis und Corylus z. B. steht die Endknospe auf der Unterseite des horizontalen Zweigendes und ihre Blätter liegen rechts und links neben dem verticalen Hauptschnitt der Knospe. Man wird sich die Lage einer Endknospe leicht vergegenwärtigen, wenn man das vorliegende Buch so dreht, dass in Fig. 147 die Mutteraxe *a* oben, das Mutterblatt *b* der Knospe (hier ist die scheinbare Endknospe eine Axelknospe) nach unten zu liegen kommt und die Richtung der Vertikallinie *r* eine horizontale wird. Durch diese schon in der ersten Anlage gegebene Verschiedenheit der Knospenlage an horizontalen bilateralen Muttersprossen ist der oben vermuthete unmittelbare Einfluss der Schwerkraft ausgeschlossen; eine zweckmässige Einrichtung macht sich aber darin geltend, dass schon in der Knospe alle Theile so geordnet sind, um durch eine einfache Drehung der Axe bei der Entfaltung diejenige Lage anzunehmen, die für die Funktionen der Blätter die günstigste ist, durch welche die Innenflächen derselben dem Lichte zugekehrt werden; bei den Endknospen solcher Sprosse ist selbst diese Drehung nicht mehr nöthig. Ob es nun die Schwerkraft, oder der Einfluss des Lichts auf das Wachsthum ist, wodurch die genannte Drehung um 90° der Knospenaxe bei der Entfaltung bewirkt wird, mag hier einstweilen dahin gestellt bleiben. Das wichtigste Resultat bezüglich des Ausgangspunktes dieser Betrachtung ist aber das, dass die Hauptschnitte der Axelknospen eines bilateralen Muttersprosses sehr verschiedene Lagen zum Horizont haben können, dass folglich die Anordnung der Knospentheile ihrer Anlage nach unabhängig von der Schwerkraftsrichtung ist, während dagegen eine ganz bestimmte Beziehung der Anordnung der Knospentheile zur Mutteraxe selbst hervortritt; die Axelknospe eines solchen Sprosses mag seitlich oder auf der Unterseite oder auf der Oberseite[1]) entstehen, immer kehren sämmtliche Blätter ihre vorspringenden Mittelrippen auswärts, vom Muttersspross hinweg, immer stellt sich der Hauptschnitt der Knospe so, dass er zugleich ein axiler Längsschnitt des Muttersprosses ist.

Zu demselben Resultat führt neben zahlreichen anderen Fällen auch die Beobachtung zwei- bis dreijähriger Sämlinge von Thuja und anderen Cupressineen. Die Blätter des Hauptstammes sind unten in viergliedrigen alternirenden Quirlen, also in acht Längsreihen geordnet, weiter aufwärts werden die Quirle dreigliedrig alternirend, die Hauptaxe selbst also sechsreihig. Die Axelsprosse, deren Zahl im Verhältniss zu den Blättern eine sehr geringe ist, erscheinen sowohl in der achtreihigen, wie in der sechsreihigen Region des Stammes meist zweireihig, so dass bezüglich der Auszweigung der Hauptstamm bilateral ist (doch kommen, zumal später, weiter aufwärts auch andere Zweigstellungen vor). Diese Seitensprosse erster Ordnung beginnen sofort mit alternirend zweigliedrigen Quirlen, oder mit decussirter Stellung, und zwar immer so, dass das erste Paar rechts und links vom Mutterblatte steht. Jeder solche Seitenspross erster Ordnung nun bildet ein meist streng bilaterales Verzweigungssystem, das sich in einer Ebene ausbreitet; diese Ausbreitungsebene der seitlichen Sprosssysteme steht nun bei Sämligen von Thuja gigantea, Th. Lobii u. a. gewöhnlich horizontal, der Hauptschnitt also vertical; das ist aber nicht ausnahmslos, ab und zu treten seitliche Sprosssysteme auf, die sich in senkrechter Ebene ausbreiten, deren Hauptschnitt also horizontal steht; dasselbe wiederholt sich zuweilen an einzelnen Seitensprossen zweiter Ordnung; umgekehrt finde ich an einem kräftigen Sämling von Cupressus Lawsoni 17 seitliche Sprosssysteme (in zwei geraden gegenüberliegenden Reihen am Hauptstamme stehend), die sämmtlich in einer verticalen Ebene sich ausbreiten, nur ein unteres Sprosssystem ist horizontal ausgebreitet. Diese Verschiedenheiten in der Lage der Hauptschnitte der lateralen Sprosssysteme sind nun aber keineswegs durch Drehungen veranlasst, die man hier leicht an der Blattstellung erkennen würde; diese Lagenverschiedenheiten sind ursprünglich und werden beibehalten; wo ein Seitenspross erster Ordnung sich horizontal verzweigt, da sind es ausschliesslich die Axeln von rechts und links stehenden Blättern, wo er vertikal verzweigt, solche von oben und unten stehenden Blättern, welche Seitenspr

1) Auf der Oberseite des Muttersprosses entstehen Axelsprosse nahe der Basis der erst bei Cercis; sie liefern Inflorescenzen.

erzeugen. Da nun die Hauptschnitte dieser seitlichen Verzweigungssysteme ganz verschiedene Lagen zum Horizont haben, so kann ein unmittelbarer Einfluss der Schwere (hier auch nicht des Lichtes) auf die Anlage der Seitenzweige 2ter Ordnung kaum angenommen werden. Viel constanter ist die vertikale Lage des Hauptschnitts an den horizontal verzweigten Seitensprossen 1ster Ordnung bei Araucaria excelsa, und bei ihnen tritt, wie die Erfahrung der gärtnerischen Praxis zeigt, besonders deutlich eine Erscheinung hervor, die man als Inhärenz der Lateralität bezeichnen könnte; derartige Seitensprosse, als Stecklinge vertikal eingepflanzt, bewurzeln sich und wachsen senkrecht fort, aber sie erzeugen trotzdem immer nur zweireihige Seitensprosse; der einmal als Seitenspross geborene Ast verwandelt sich auch bei senkrechter Stellung nicht in einen vielseitigen Hauptstamm.

Schliesslich will ich noch einige Angaben über verschiedene Arten der Gattung Begonia beifügen, die zeigen, dass bei ganz nahe verwandten Formen die Beziehungen der Lateralität zu äusseren Einflüssen ganz verschieden sein können, während sie bei Vergleichung der Glieder einer Pflanze unter sich die gleichen bleiben. Die Blätter der Begonien sind zweireihig alternirend gestellt; bei dickeren Stämmen sind die beiden Blattreihen einander an einer Stammseite genähert, die andere Stammseite erscheint daher nackt; der Spross ist also nicht nur bilateral, sondern er zeigt auch deutlich den Gegensatz einer Vorder- und Hinterseite, die einander sehr unähnlich sind; die blättertragende Seite sei die Vorderseite, die nackte Stammseite seine Hinterseite. — Die Lamina der Blätter ist in hohem Grade unsymmetrisch, die eine Hälfte seitwärts vom Mittelnerv ist viel grösser als die andere. Die grösseren Hälften sämmtlicher Blätter sind der Hinterseite des Stammes zugekehrt; man kann diess Merkmal dazu benutzen, um auch bei dünnstämmigen Arten, wie B. undulata und incarnata dennoch Hinter- und Vorderseite zu unterscheiden, obgleich hier die Blätter auf der Vorderseite nicht genähert sind, sondern genau der Divergenz $1/2$ folgen. — Es ist gut im Voraus zu bemerken, dass die Blattstiele der Begonien zwar ziemlich stark heliotropisch sind, dass dagegen die Sprossaxen kaum vom Licht gekrümmt werden, bei den dicken Axen scheint der Heliotropismus ganz zu fehlen, bei den dünnen (von undulata und incarnata) ist er jedenfalls sehr gering; manche ziemlich dickstämmige Arten, wie B. Verschaffelti und manicata wachsen bei einseitiger Beleuchtung gerade aufrecht, sehr dickstämmige krümmen sich nach verschiedenen Richtungen ohne Rücksicht auf das einfallende Licht; dünnstämmige lassen ihre schlaffen Zweige überhängen, ohne immer nach einer bestimmten Richtung hinzuweisen.

Beachtet man nun die Neigung der Stämme, sich in irgend einer Richtung zu krümmen, so fällt jederzeit die Krümmungsebene mit dem Hauptschnitt des Sprosses, der ihn in zwei ähnliche Hälften theilt, so dass jede Hälfte eine Blattreihe besitzt, zusammen; ausserdem zeigt sich eine bestimmte Beziehung zwischen der Neigung, sich zu krümmen und der relativen Dicke und Länge der Internodien. Setzt man die Dicke der Internodien überall = 1, so sind bei den aufrechtwachsenden Stämmen von B. nitens, Möhringi, sinuata die respectiven Längen derselben gleich 9 — 3,2 — 2; bei der schwach gekrümmten B. manicata ist sie = 1 oder kleiner, bei den niederliegenden und stark sich krümmenden Stämmen aber nur 0,7 (B. hydrocotylifolia), 0,4 (pruinata), 0,2 (B. ricinifolia). Bei den dünnstämmigen aufrechten Arten stehen die Blattreihen einander diametral gegenüber, bei den wenig gekrümmten dickeren nähern sie sich auf der Vorderseite, bei den sehr dickstämmigen niedergekrümmten sind die Blattinsertionen ganz auf die Vorderseite gerückt[1]).

Bei den dickstämmigen Arten krümmt sich der Stamm abwärts concav, oder er legt sich horizontal auf die Erde; in diesem Fall ist es immer die blattfreie Seite, die Hinterseite, welche nach unten zu liegen kommt und Adventivwurzeln treibt (z. B. B. ricinifolia, macrophylla); bei hochstämmigen Arten mit dünnen Internodien dagegen hängen die Zweige über,

1) Mit den oben genannten relativen Dickenmassen gehen die absoluten fast parallel; die relativ dicksten Internodien sind auch meist die absolut dicksten, und diese Stämme zeigen die entschiedenste Neigung zu horizontalem Wuchs.

und in diesem Fall ist es die Hinterseite, welche convex wird, nach oben zu liegen
(B. undulata, incarnata); oder mit anderen Worten, indem wir die Knospenanlage be
bei diesen dünnstämmigen entstehen alle grossen Blatthälften
oben, bei jenen dickstämmigen nach unten gekehrt. Die Asymmet
Blätter zeigt also bei geneigter Lage der Knospe die entgegengesetzten Beziehungen zu
tung der Schwerkraft und bei aufrechten Stämmen gar keine solche Beziehung. B
kurzgliedrigen, dickstämmigen Arten kommen nur wenige, bei dünnstämmigen viele
sprosse zur Entwickelung, wie diess auch sonst häufig geschieht (Cacteen, Palmen,
Extrem bei Isoetes). Die Lateralität der Seitensprosse zeigt zu der der Mutterspro
gende Beziehungen: bei allen Arten ist die Hinterseite des Seitensprosses, also au
grössere Hälfte der Blätter dem Muttersspross zugekehrt; der Hauptschnitt eines
sprosses dünnstämmiger Arten steht daher rechtwinkelig auf dem Hauptschnitt des
sprosses; bei dickstämmigen Arten, wo die Axelsprosse einander vorn genähert sind,
der Hauptschnitt des Seitensprosses mit dem des Muttersprosses nach vorn (bei
liegenden also nach oben) einen spitzen Winkel. Bei weiterer Entwickelung behalt
Zweige dünnstengeliger Species ihre ursprüngliche Lage nahezu, bei dickstämmiger
mit stark verschiedener Vorder- und Hinterseite dreht sich der Seitenspross so, das
Hinterseite nach derselben Richtung hinsieht, wie die des Muttersprosses.

Genauere Nachrichten über die Lebensweise der verschiedenen Begonienarten ha
nicht, vermuthe aber, dass die Arten mit entschieden ausgebildeter Hinter- und Vord
die sich nicht dem Boden anschmiegen, die Fähigkeit zu klettern haben mögen, ähnli
der Epheu, obgleich Versuche, die ich in dieser Beziehung im bot. Garten zu Würzbu
stellen liess, noch kein befriedigendes Resultat gegeben haben; theils wohl desshalb
die Pflanzen schon zu alt waren, theils weil die Beleuchtung auf der Vorderseite vi
zu schwach war, denn durch die obigen Angaben über den Heliotropismus ist die An
noch nicht beseitigt, dass die Begonienstämme bei starker einseitiger Beleuchtun
leicht negativ heliotropisch sein könnten. Uebrigens geht aus Martius' Angaben (Flor
siliensis fascic. XXVII, p. 394) hervor, dass wenigstens manche Begonien an Felse
Baumstämmen angeschmiegt wachsen (aliae rupibus applicatae, aliae vetustarum ar
radicibus aut super ligna putrida radicantes).

§. 28. Habituelle Blatt- und Sprossformen. Die Eigensc
der Thallome, Blätter, Sprossaxen und Wurzeln, welche ganzen Klassen,
nungen oder Familien gemeinsam sind (die sogen. typischen Eigenschaften
Gegenstand der speciellen Morphologie und Systematik, andererseits ist es
gabe der Physiologie, diejenigen Organisationsverhältnisse zu studiren,
welche die Glieder des Pflanzenkörpers zu bestimmten Functionen befähigt
den; — manche Eigenthümlichkeiten des Wachsthums aber kehren in vers
denen Abtheilungen des Pflanzenreichs wieder, oder sie treten in auffall
Gegensatz zu den gewöhnlichen Vorkommnissen und sind gerade desshalb g
net, den Werth allgemeiner morphologischer Begriffe hervortreten zu lassen;
artige Eigenthümlichkeiten pflegt man als habituelle zu bezeichnen, u
sollen hier besonders desshalb noch kurz erwähnt werden, um vorbereiten
das II. Buch einige Kunstausdrücke zu erklären. Wir können uns dabei üb
auf die Blätter und blattbildenden Sprosse beschränken, da die Thallusform
dem Kapitel über die Thallophyten hinreichend ausführlich behandelt we
die Wurzelformen aber nur geringe habituelle Verschiedenheiten darbieten, w
bereits früher hervorgehoben worden sind; ebenso ist der Habitus der
schon mehrfach besprochen worden.

1) Blattformen. Die Blätter sind im vollkommen entwickelten Zus

lich flach ausgebreitete Gewebeplatten, die Ausbreitung erfolgt meist in
htungen rechts und links senkrecht zu der Medianebene oder dem Haupt-
so dass die Blattfläche quer (rechtwinkelig oder schief) zur Längsaxe des
s liegt: für die Basis flacher Blätter gilt diess ganz allgemein, der obere
r Blattfläche aber ist zuweilen in den Richtungen der Medianebene selbst
eitet, so also, dass die Ausbreitungsebene mit einem axilen Längsschnitt
nmes zusammenfällt, wie bei der Gattung Ixia, Iris u. a. Zuweilen sind
ter aber nicht flach, sondern konisch oder polyëdrisch: konisch mit fast
idem Querschnitt z. B. bei den Characeen, Pilularia; polyëdrisch bei eini-
embryanthemum- und Aloëarten.
r äussere Umriss der Blätter ist entweder einfach oder gegliedert; ersteres
der Fall, wenn sich an dem Blatt bestimmt gesonderte Partieen nicht unter-
ı lassen; gegliedert heisst ein Blatt, wenn es aus verschieden geformten
besteht, die deutlich von einander abgegrenzt sind; ungegliedert sind
lich die nicht flachen Blätter und unter den flachen meist nur die kleinen,
änge und Breite im Verhältniss zum Stamm unbeträchtlich ist, nach abso-
aass einige Millimeter oder einige Centimeter nicht überschreitet; grössere
sind meist scharf gegliedert, und im Allgemeinen steigert sich die Mannig-
t der Gliederung mit der zunehmenden Grösse; man vergleiche z. B. die
einfachen Blätter der Moose mit den grossen gegliederten der Farne, die
einfachen der Lycopodiaceen und Coniferen mit den grossen reich geglie-
der Cycadeen, die kleinen einfachen Blätter der Lineen und die grossen
altigen der nahe verwandten Geraniaceen u. s. w. — Die Gliederung des
besteht meist darin, dass ein basaler Theil schmal, cylindrisch oder pris-
bleibt, während eine obere Partie sich flach ausbreitet; jener heisst der
etiolus), diese die Spreite (lamina). Oder die untere Region des Blattes
cheidenförmig, sie bildet eine als Hohlcylinder den Stengel und jüngere
umfassende Lamelle; breitet sich die obere Partie flach aus, so besteht das
is Scheide (vagina) und Spreite; es kommt auch vor, dass zwischen dem
gen Basalstück und der Lamina ein Stiel eingeschaltet ist, wie bei den
, manchen Aroideen und Umbelliferen. — Die Gliederung in Scheide, Stiel
reite kann als longitudinale Gliederung von der seitlichen unterschieden
, die sich entweder unmittelbar als Verzweigung kund giebt, wie bei den
rten, tief gelappten, zusammengesetzten Blättern, oder sich doch als eine
ende, rudimentäre Verzweigung auffassen lässt, wie bei den eingekerbten,
ten, ausgebuchteten Blättern. Als zertheilte oder auch als zusammen-
e Blätter kann man alle die bezeichnen, bei denen die einzelnen seitlichen
der Lamina an ihren Basen scharf abgesetzt sind, während als gelappte
i im Allgemeinen solche bezeichnet werden können, deren Lamina eine
e zusammenhängende Fläche zeigt, an welcher die seitlichen Auszweigungen
ehr oder minder vorspringende Theile bilden, die an ihren Basen ver-
zen. Erscheinen bei einem verzweigten Blatt die einzelnen Auszweigungen
gesondert, bildet jeder Blattzweig für sich sozusagen ein Blatt, so wird er
lättchen« (foliolum) unterschieden. — Die Zertheilung wie die Lappen-
g kann sich wiederholen, indem die Blattzweige abermals sich verzweigen.
ie Auszweigungen deutlich zweireihig an dem mittleren Theil des Blattes
et, so heisst dieses gefiedert, wenn es ein zusammengesetztes oder zer-

theiltes Blatt ist, fiederspaltig, fiederlappig, wenn es ein gelapptes Blatt ist; gezähr gesägt, gekerbt, wenn die seitlichen Vorsprünge im Verhältniss zur Lamina se klein sind. Sind dagegen die Auszweigungen oder Lappen der Lamina am En des Stiels dicht zusammengedrängt, strahlen sie von den Enden desselben allseit aus, so heisst das Blatt gefingert, handförmig gelappt u. s. w.; schildförmig wi es genannt, wenn die Lamina nicht mit einem Theil ihres Randes, sondern n einem in ihrer Unterfläche liegenden Punkt angeheftet ist (Tropaeolum, Nelumbiu u. a.). — Diess sind nur einige der Hauptformen, zahlreiche weitere Untersche dungen und Benennungen, welche für die specielle Pflanzenbeschreibung v Interesse sind, wird der Anfänger in jeder Flora angewendet finden.

Als gelegentlich vorkommende Anhängsel, die als Ausdruck einer noch we teren Gliederung der Blätter betrachtet werden können, sind die Nebenblätte Ligulargebilde und kapuzenförmigen Auswüchse zu erwähnen.

Die Nebenblätter (stipulae) können als seitliche Auszweigungen der Blätt gelten, welche schon an der Insertionsfläche derselben auftreten; sie stehen paari rechts und links von der Basis des Hauptblattes, entweder ganz isolirt von diese oder mit ihm verwachsen; die einzelne Stipula ist gewöhnlich bilateral unsymme trisch, und dabei so gebildet, dass sie als Spiegelbild der zugehörigen Stipula au der anderen Seite des Hauptblattes erscheint. — Die Stipulae entstehen zwar ers nach der Anlage des Hauptblattes, wachsen dann aber viel rascher und erreiche ihre definitive Ausbildung früher als dieses; sie spielen daher eine wichtige Roll bei der Lagerung der Theile in der Knospe; in der Knospenlage greifen sie ent weder mit ihren inneren (der Blattmediane zugekehrten) Rändern über den Rücke ihres Hauptblattes und decken es von aussen ganz oder theilweise, oder sie greife vor dem Hauptblatt (auf der dem Stamm zugekehrten Seite desselben) rechts un links über und bedecken so die nächstjüngeren Knospentheile; auf die eine od andere Weise werden nicht selten durch die Nebenblätter Kammern gebildet, i denen die Blätter sich ausbilden, um sie bei der Streckung und Entfaltung z verlassen, worauf die Stipulae sich entweder ebenfalls entfalten und fortlebe oder auch absterben und abfallen.

Als Ligula bezeichnet man bei den Gramineen einen häutigen Auswuchs a der Innenseite des Blattes an der Stelle, wo die flache Lamina von der Scheid unter einem Winkel abbiegt; sie steht quer zur Mediane des Blattes; ähnlich Auswüchse finden sich auch sonst, z. B. an den Blumenblättern von Lychnis un Narcissus (wo sie die sogen. Nebenkrone bilden), an den Laubblättern von Alliu u. a., und können allgemein als Ligulargebilde zusammengefasst werden. Al Gegentheil dazu treten zuweilen quer gestellte Auswüchse auf der Hinter (Aussen-) Seite der Blätter auf, so z. B. die grossen kapuzenförmigen Anhängs der Staubblätter in den Blüthen der Asclepiadeen.

Das Blattgewebe besteht nur bei manchen Moosen durchweg aus einer Zell schicht; gewöhnlich aber, zumal bei allen grösseren Blättern ist das Gewebe mehr schichtig, und dann unterscheidet man bei den Gefässpflanzen Epidermis, paren chymatisches Grundgewebe und Fibrovasalstränge; das Grundgewebe wird als **Mesophyll** bezeichnet, das System der im Blatt verlaufenden Fibro stränge bildet die sogen. **Nervatur**. Bei vielen sonst einschichtigen Laub blättern verläuft in der Mitte von der Basis gegen die Spitze hin ein mehrschichtig Strang, der hier ebenfalls Nerv (Mittelnerv) genannt wird; auch bei den compl

cirter gebauten Blättern ist meist ein Mittelnerv (Medianus) vorhanden, der von der Basis zur Spitze der Lamina verläuft und diese symmetrisch oder wenigstens in zwei ähnliche Hälften theilt; dasselbe geschieht in jedem seitlichen Foliolum oder jedem Zweig und Lappen der Lamina: aus ihm entspringen die seitlich zu den Blatträndern hinlaufenden Nerven. — Bei den grösseren Blättern, zumal der Dicotylen, sind die Fibrovasalstränge, welche den Mittelnerv und seine stärkeren Auszweigungen durchziehen, von einer dicken parenchymatischen Gewebeschicht umschlossen, deren Zellen von denen des Mesophylls verschieden sind. Gewöhnlich springen diese Nervaturen auf der Unterseite des Blattes wulstartig vor und sie (besonders der Medianus) sind um so kräftiger gebaut, je grösser die ganze Lamina ist. Die feineren Nerven dagegen bestehen aus einzelnen, sich oft vielfältig verzweigenden Fibrovasalsträngen, die in dem Mesophyll der Lamina selbst verlaufen. — Die Art der Nervatur ist bei den verschiedenen Klassen der Gefässpflanzen verschieden und oft sehr charakteristisch für grosse Abtheilungen, was am geeigneten Ort hervorgehoben werden soll.

Bei den Characeen, Muscineen und Gefässkryptogamen sind meist sämmtliche Blätter einer Pflanze gleichartig, entweder einfach oder in derselben Weise gegliedert, wenn auch die Gliederung, zumal bei Farnen und Rhizocarpeen, an jungen noch schwachen Pflanzen einfacher als an den grossen Blättern erwachsener Pflanzen ist. Doch kommt es auch bei den Kryptogamen schon vor, dass an derselben Pflanze sehr verschiedene Blattformen auftreten; so bilden manche Moose an unterirdisch kriechenden Sprossen sehr kleine, farblose Blättchen, in der Nähe der Geschlechtsorgane oft anders geformte Blätter als die an den übrigen aufrechten Theilen der Sprosse; ebenso bleiben die Blätter unterirdischer Sprosse (Ausläufer) von Struthiopteris germanica (einem Farnkraut) dünne häutige Schuppen, die an dem sich aufrichtenden Ende des Ausläufers durch grosse, gefiederte, grüne Blätter ersetzt werden; bei der Rhizocarpee Salvinia bildet jeder Quirl zwei in die Luft hinaufragende rundliche einfache, und ein in's Wasser hinabhängendes, aus fadenförmigen Zweigen bestehendes Blatt u. s. w. Viel häufiger tritt die Verschiedenheit der Blätter einer Pflanze schon bei den Coniferen und Cycadeen auf, ausserordentlich mannigfaltig aber werden die Blattformen nicht nur an derselben Pflanze, sondern oft an demselben Spross bei den Monocotylen und Dicotylen.

Die beiden am häufigsten vorkommenden Blattformen sind die Schuppen oder Niederblätter und die Laubblätter.

Die Laubblätter[1]) sind immer durch reichlichen Chlorophyllgehalt, also durch grüne Färbung (die aber zuweilen durch rothen Saft verdeckt ist) ausgezeichnet; sie sind es, die in der Volkssprache ausschliesslich Blätter genannt und in der beschreibenden Botanik unter dem Ausdruck folium verstanden werden. Gewöhnlich sind es die grössten, am längsten ausdauernden und durch reichere Gliederung der Umrisse, wie durch vollkommnere Gewebebildung ausgezeichneten Blätter der Pflanze. Als hauptsächliche Träger des Chlorophylls sind sie die wichtigsten Assimilationsorgane und immer auf die Ausbreitung am Licht angewiesen, selbst dann, wenn sie an unterirdischen Vegetationspunkten entstehen (Sabal, Pteris aquilina u. a.). Sind sie klein, so pflegen sie an demselben

---

1) Vergl. die Charakteristik der Blattformationen bei A. Braun: Verjüngung in der Natur, Freiburg 1849—50, p. 66.

Spross in sehr grosser Zahl sich zu bilden, bei zunehmender Grösse der Laubblätter nimmt ihre Zahl und die Geschwindigkeit ihrer Vermehrung entsprechend ab; man vergleiche in dieser Beziehung z. B. die vielen kleinen Laubblätter der Moose mit den wenigen grossen der Farne, die vielen kleinen der Coniferen mit den wenigen grossen der Cycadeen u. s. w.

Die Schuppen- oder Niederblätter (squamae) bilden sich gewöhnlich an unterirdischen Sprossen und bleiben in der Erde verborgen, doch kommen sie auch häufig oberirdisch vor, besonders als Umhüllung der Winterknospen der Holzpflanzen (Aesculus, Quercus u. s. w.); bei der Gattung Pinus bilden der Hauptstamm und die starken Seitensprosse nur solche Blätter, die Laubblätter erscheinen an kleinen Axelsprossen derselben (Nadelbüschel); bei Cycas wechseln an dem Stamm Schuppenblätter mit grossen Laubblättern regelmässig ab u. s. w. Keimpflanzen (z. B. Quercus) und Seitensprosse unterirdischer Axen beginnen oft mit Niederblättern und schreiten erst später zur Erzeugung von Laubblättern (Struthiopteris, Aegopodium, Orchis, Polygonatum u. a.); bei chlorophyllfreien Schmarotzern und Humusbewohnern sind die Niederblätter die einzige Blattformation der vegetativen Theile, die Laubblätter fehlen (Monotropa, Neottia, Corallorrhiza, Orobanche u. a.). Auch an solchen Pflanzen, deren Laubblätter reich gegliedert sind, bleiben die Niederblätter einfach, sie zeichnen sich durch breite Basis, meist geringes Längenwachsthum, Mangel vorspringender Nerven aus und bilden kein oder nur sehr wenig Chlorophyll; sie erscheinen farblos, gelblich, röthlich, oft braun; ihre Consistenz ist je nach Umständen fleischig saftig (manche Zwiebeln), dünnhäutig oder lederartig zäh.

Bei den Phanerogamen, besonders den Mono- und Dicotylen, kommen, den Sexualact vorbereitend, noch mehrere andere Blattformen zum Vorschein, die Hochblätter (bracteae, bracteolae), die Kelch- und Kronenblätter (sepala, petala), die Staubblätter (stamina) und Fruchtblätter (carpella). Die dicken Keimblätter (Samenlappen, Cotyledonen), werden als Eigenthümlichkeiten dieser Classen dort ausführlich besprochen werden.

Vom Standpunkte der Descendenztheorie aus ist man berechtigt, alle anderen Blattformen als später entstandene Umgestaltungen (Metamorphosen) der Laubblätter zu betrachten, die ihrerseits als die ursprünglichen, typischen Blätter gelten dürfen; indem diese ihre ursprüngliche Aufgabe, die Assimilation der Nahrungsstoffe, verloren und anderen Funktionen dienten, nahmen sie zugleich andere Formen und andere Structurverhältnisse an; denselben Sinn hat es, wenn man gewisse Ranken und Dornen als metamorphosirte Blätter bezeichnet: Blattranken sind fadenförmig gewordene Blätter oder Blatttheile, welche die Fähigkeit besitzen, sich um dünne Körper zu winden und so als Kletterorgane zu dienen (Vicia, Gloriosa, Smilax aspera u. s. w.); Blattdornen sind Blätter, welche sich zu lang konischen, zugespitzten, harten, verholzten Körpern umbilden; sie treten an Stelle ganzer Laubblätter (Berberis) oder als metamorphosirte Nebenblätter (Xanthium spinosum, manche Acacien) auf. Auch diese beiden Metamorphosen kommen fast ausschliesslich bei den Blüthenpflanzen (den Angiospermen) vor, deren morphologische und physiologische Vollkommenheit im Vergleich zu den Kryptogamen und Gymnospermen vorwiegend durch die Fähigkeit ihrer Blätter, die mannigfaltigsten Formen anzunehmen, bedingt wird.

2) **Sprossformen.** Das Axengebilde blatterzeugender Sprosse ist gewöhnlich bei hinreichend fortgeschrittener Ausbildung säulenförmig mit gerundeter oder längskantiger Oberfläche (cylindrisch oder prismatisch); ist das Längenwachsthum sehr gering im Vergleich zum Dickenwachsthum, so bildet die niedrige Säule eine Tafel (Kuchen), deren Längsaxe kürzer ist als der Querdurchmesser, wie innerhalb der Zwiebeln von Allium Cepa, bei Isoëtes; steigert sich das Längenwachsthum etwas mehr bei beträchtlicher Dickenzunahme, so entstehen gerundete oder längliche Knollen (Solanum tuberosum, Helianthus tuberosus, oberirdisch bei Mamillaria, Euphorbia meloniformis); überwiegt das Längenwachsthum sehr, so entstehen Stengel, Schäfte, Halme, fadenförmige Gebilde verschiedener Art. — Sehr häufig zeigt derselbe Spross diese Verschiedenheiten in den aufeinanderfolgenden Abschnitten seines Längenwachsthums: so erhebt sich der anfangs kuchenförmig breite Stamm der Küchenzwiebel später als hoher nackter Schaft, dessen Ende wieder kurz bleibt und so den kopfförmigen Blüthenstand erzeugt, so ist auch die dicke Knolle der Kartoffel nur das angeschwollene Ende eines fadenförmig dünnen Sprosses u. s. w. — Unter den zahlreichen Abweichungen von der Säulenform der Axe ist die konische von besonderem Interesse; der konische Stamm ist entweder an der Basis dünn und verdickt sich zunehmend bei weiterem Längenwachsthum so, dass jeder jüngere Theil der Axe dicker ist; wächst der Stamm aufrecht, so gleicht er einem auf die Spitze gestellten Kegel, der fortwachsende Scheitel liegt an der aufwärts gekehrten Grundfläche desselben oder erhebt sich über diesen als aufrechter Kegel. So ist es bei den Stämmen der Baumfarne, Palmen, sehr deutlich auch bei Zea Mais und vielen Aroideen. Es beruht diese Form auf dem Mangel eines nachträglichen Dickenwachsthums, während mit zunehmendem Alter das junge Gewebe des Stammes dicht unter seinem Scheitel immer umfangreicher wird; hört diese Erstarkung endlich auf, so bleibt der Umfang des späteren Längenzuwachses derselbe, und der unten umgekehrt konische Stamm wächst oben als Cylinder weiter fort. — Die entgegengesetzte Gesammtform des Stammes wird durch ein lang andauerndes nachträgliches Dickenwachsthum bei geringem Umfang des Sprosses am Vegetationspunkt hervorgebracht; so ist es bei den Coniferen und vielen dicotylen Bäumen, deren ältere Stämme unten dick, oben dünn sind, also einem schlanken, auf die Grundfläche gestellten Kegel gleichen.

Der Habitus eines Sprosses oder eines Sprossabschnittes steht meist in enger Beziehung zu der Zahl, Grösse und Formation seiner Blätter. Sind die Internodien sehr kurz, die Blätter aber klein und zahlreich, so tritt nicht einmal die Oberfläche des Axentheils als solche zu Tage, man sieht nur die Blätter, wie bei den Thujen und Cupressusarten und manchen Moosen (Thuidium); in solchen Fällen nehmen ganze Sprosssysteme häufig die Umrisse vielfach gefiederter Blätter an; sind die dicht gedrängten Blätter gross, so pflegen sie eine das Stammende einhüllende Rosette zu bilden, während die älteren Stammtheile mit Blattresten bekleidet oder nackt sind, wie bei den Baumfarnen, vielen niederliegenden Aspidienstämmen, vielen Palmen, Aloëarten u. s. w.

Vergleicht man die auf die Blätter und die auf die Axe entfallende Massenentwickelung eines Sprosses, so treten als Extreme auf der einen Seite z. B. die Cacteen (Cereus, Mamillaria, Echinocactus u. a.) mit ihren mächtigen Axenkörpern und ihren ganz verkümmerten Blättern, auf der anderen Seite die Crassulaceen

mit ihren dickfleischigen, dichtgedrängten Blättern und den verhältnissmässig schwachen Stämmen hervor, oder auf der einen Seite die unterirdischen Knollen der Kartoffel mit ihren kaum bemerklichen Niederblättern und auf der anderen die Zwiebeln der Liliaceen mit ihren dickfleischigen Schalen und Schuppen, welche den kurzen Stammtheil ganz umhüllen u. s. w.

Bezüglich der Blattformationen, welche an den Sprossen zum Vorschein kommen, ist zunächst zu beachten, ob an einer Axe immer nur gleichartige oder nach und nach verschiedene Blattformen gebildet werden; ersteres ist z. B. bei den meisten Moosen, Farnen, Lycopodiaceen, Rhizocarpeen, allen Equiseten und vielen Coniferen der Fall, dieses dagegen bei den staudenförmigen Dicotylen häufig. Bei den Mono- und Dicotylen (z. Th. selbst schon bei den Coniferen) geschieht es nicht selten, dass die verschiedenen Blattformationen auf verschiedene Sprossgenerationen vertheilt sind; bestimmte Sprosse erzeugen z. B. bloss oder vorwiegend Laubblätter, andere Hochblätter oder diese und Blüthen zugleich (Begonia); in solchen Fällen können die Sprosse nach ihren Blättern bezeichnet werden, als Niederblattsprosse, Laubsprosse, Hochblattaxen, Blüthen, Blüthenstengel u. s. w., worüber im II. Buch noch Weiteres mitzutheilen ist.

Sehr häufig kommt es bei Kryptogamen und Angiospermen (nicht bei Gymnospermen) vor, dass eine ausdauernde Hauptaxe oder ein ausdauerndes Sprossensystem unterirdisch fortwächst und nur zu bestimmten Zeiten lange Laubblätter



Fig. 148. Rhizom von Pteris aquilina, *I*, *II*, *II* die unterirdischen kriechenden Sprossaxen, *ss* der Scheitel eines solchen, 1, 2 bis 6 die Basaltheile der Blattstiele, 7 ein junges Blatt; *b* ein verwester Blattstiel, dessen noch lebendiges Basalstück eine Knospe *a III* trägt; die behaarten Fäden sind Wurzeln, welche hinter dem fortwachsenden Stammscheitel entstehen.

oder Sprosse emporsendet, die nach einiger Zeit wieder vergehen und durch andere ersetzt werden. Sind solche Sprosse oder Sprosssysteme im Boden horizontal oder schief gelagert und erzeugen sie Seitenwurzeln, so werden sie Rhizome genannt (Iris, Polygonatum, Pteris aquilina und viele andere Farne). Nicht selten sterben sie von hinten ab, während sie vorn weiter wachsen. Unterirdische Knollen und Zwiebeln sind mehr vorübergehende Bildungen, meist nur eine Vegetationsperiode ausdauernd, jene durch das Ueberwiegen des Axenkörpers bei sehr geringer Blattmasse, diese umgekehrt durch das Ueberwiegen der dicht um einen kurzen Stammkörper vereinigten Blattmasse charakterisirt. — Werden aus unteren Theilen dünne Seitensprosse mit kleinen Niederblättern erzeugt, die auf oder unter der Erde hinwachsen, um in beträchtlicher Entfernung vom Mutter-

stock sich zu bewurzeln und Laubsprosse oder überhaupt kräftigere Sprosse zum Vorschein zu bringen, so nennt man sie Ausläufer (Stolonen); so z. B. bei Aegopodium podagraria, Fragaria, Struthiopteris germanica und bei Mnium und Catharinea unter den Moosen.

Von den gewöhnlichen Sprossformen entfernen sich am weitesten die blattähnlichen, flachen Sprosse und Sprosssysteme, die Stammranken und die dornförmigen Sprosse, welche bei den Angiospermen häufig vorkommen. Die blattähnlichen Sprosse kommen bei solchen Phanerogamen vor, denen die grünen grossen Laubblätter fehlen, die sie selbst physiologisch ersetzen, indem sie bei bedeutender Flächenausbreitung ihres Axengebildes beträchtliche Mengen Chlorophyll erzeugen und dem Licht darbieten; sie tragen gewöhnlich nur sehr kleine häutige Schuppenblätter; als Beispiele sind zu beachten unter den Coniferen: Phyllocladus, unter den Monocotylen: Ruscus, unter den Dicotylen: Mühlenbeckia platyclada (Polygoneen), die Euphorbiaceengattung Xylophylla, die Papilionaceae Carmichaelia u. a., die Cacteen Opuntia brasiliensis, Rhipsalis crispata u. a.

Die Stammranken sind, wie die Blattranken, dünne, lange fadenförmige Gebilde, welche im Stande sind, sich um dünne Körper von horizontaler oder schiefer Lage, mit denen sie seitlich in Berührung kommen, spiralig zu winden und so als Kletterorgane zu dienen; sie entspringen seitlich an nicht rankenförmigen Sprossen und sind durch den Mangel der Laubblätter ausgezeichnet, ihre Blattbildung beschränkt sich auf meist sehr kleine, häutige Schüppchen; durch ihren Ursprung, ihre Stellung und ihre Blatterzeugung unterscheiden sie sich meist leicht von den Blattranken, doch giebt es Fälle, wo die morphologische Natur einer Ranke zweifelhaft sein kann, so z. B. bei den Cucurbitaceen. Besonders klare Beispiele von Stammranken finden sich bei Vitis, Ampelopsis und Passiflora. — Sprosse, welche kräftig entwickelte Laubblätter an langen dünnen Internodien tragen und im Stande sind, sich um aufrechte Stützen aufsteigend emporzuwinden, werden nicht zu den Ranken gerechnet, sondern windende oder schlingende Stämme (caules volubiles) genannt [1]), demgemäss sind also auch Rankenpflanzen (wie Vitis) von Schlingpflanzen (wie Phaseolus, Humulus, Convolvulus u. a.) zu unterscheiden. Bei Cuscuta, wo der Hauptspross und sämmtliche Seitensprosse (mit Ausnahme der Inflorescenzen) nach Art der Ranken und nach Art der volubilen Stämme winden, wo zugleich alle Laubblätter fehlen, finden sich die Eigenschaften der Ranken und volubilen Stämme bis zu einem gewissen Grade vereinigt. — Eine ähnliche Unterscheidung wie zwischen Stammranke und volubilem Stamm ist übrigens auch bei den Blättern möglich; die mit dauerndem Längenwachsthum begabten Laubblätter der Farnkrautgattung Lygodium verhalten sich ganz so wie windende Stämme, indem hier die windende Mittelrippe des Blattes dem aufwärts windenden Laubspross, die Foliola den Laubblättern eines volubilen Stammes entsprechen [2]). —

Wie die Blätter sind auch die Sprossaxen vieler Angiospermen zur Dornbildung befähigt, indem sie sich in konisch zugespitzte, erhärtende feste Körper

---

1) Vergl. H. v. Mohl: über den Bau und das Winden der Ranken und Schlingpflanzen. Tübingen 1827.

2) Vergl. II. Buch: die Farne, und III. Buch: über die physiol. Bedeutung der Ranken und schlingenden Stämme.

umwandeln; es geschieht diess entweder so, dass der ganze Spross, oder selbst ein ganzes Sprosssystem, bei Unterdrückung der Laubblätter dornig wird, wie bei den verzweigten Dornen am Stamm von Gleditschia ferox; oder so, dass der Spross anfangs Laubblätter erzeugt, normal fortwächst und schliesslich sein Längenwachsthum mit dorniger Zuspitzung endigt, wie bei den unteren Axelsprossen von Gleditschia triacanthos, bei Prunus spinosa u. m. a.

Bei den Phanerogamen, besonders bei den Mono- und Dicotylen, findet man häufig Stellungsverhältnisse der Blätter und Seitensprosse (auch der Wurzeln) und Vereinigungen von Gliedern unter sich, welche in vorgerückteren Entwickelungszuständen oder bei fertiger Ausbildung den typischen, d. h. bei diesen Klassen gewöhnlichen Wachsthumsgesetzen und Stellungsverhältnissen scheinbar widersprechen, und bei welchen selbst die allgemeinsten Wachsthumsregeln, die wir bisher betrachtet haben, anscheinend keine Anwendung mehr finden. Es würde selbst einem denkenden und begabten Anfänger schwer werden, z. B. den Bau einer entfalteten Orchideenblüthe, einer Rosenblüthe, einer solchen von Lamium, Salvia und vieler anderer Blüthen, den Bau einer halb oder ganz reifen Feige, oder die Blattstellung in den Inflorescenzen der Asperifolien und Solaneen u. s. w. auf die Regeln zurückzuführen, welche wir in diesem Kapitel als die allgemeinsten behandelt haben. Die Entwickelungsgeschichte zeigt aber, dass auch solche Fälle sich denselben unterordnen, dass die Absonderlichkeiten derartiger Gebilde erst in späteren Entwickelungszuständen hervortreten, oder doch so, dass sie eine Subsumption unter allgemeinere Regeln gestatten. Die Abweichungen von diesen werden dadurch bewirkt, dass frühzeitig bei der Entwickelung solcher Gebilde einzelne Theile aufhören zu wachsen, andere eine bedeutende Förderung erfahren, oder dadurch, dass anfangs gesonderte Theile verschmelzen. Obgleich es ganz unmöglich ist, allgemeine Regeln für das Zustandekommen unregelmässig scheinender Bildungen zu geben, so lassen sich doch die dabei am häufigsten mitwirkenden Ursachen hervorheben; sie können als V e r s c h i e b u n g, V e r w a c h s u n g und Abortus (Unterdrückung, Fehlschlagen) bezeichnet werden. Sehr häufig sind die beiden ersten gleichzeitig wirksam und bei vielen Blüthen vereinigen sie sich mit dem Abortus, um schwer verständliche Organcomplexe zu erzeugen. Es gehört zu den schönsten Aufgaben der von klaren Begriffen ausgehenden Morphologie, solche scheinbare Ausnahmen auf allgemeinere Bildungsgesetze zurückzuführen, und ganz besonders die Erkenntniss der natürlichen Verwandtschaft, die Feststellung der typischen Eigenschaften ganzer Klassen, Ordnungen und Familien hängt davon ab. — Da diese verwickelten Erscheinungen indessen fast ausschliesslich bei den Angiospermen und an diesen ganz vorwiegend in den Blüthen und Blüthenständen auftreten, so wird ihre ausführlichere Darstellung erst bei der Charakteristik dieser Classen am rechten Orte sein; jedoch mögen hier die Begriffe, Verschiebung, Verwachsung und Abortus vorläufig an einigen Beispielen veranschaulicht werden.

Die schematische Figur 149 zeigt ein sympodial ausgebildetes, aus axillärer Sprossung hervorgehendes Verzweigungssystem; sei 1, 1 der erste Spross mit seinen beiden Blättern 1^a und 1^b; in der Axel des Blattes 1^b entwickelt sich der Spross 2, 2 mit den beiden Blättern 2^a und 2^b; in der Axel seines Blattes 2^b entsteht wieder der geförderte Seitenspross 3, 3 mit seinen Blättern 3^a und 3^b u. s. w. Die Stammtheile der aus einander hervorgehenden Sprosse 1, 2, 3, 4 . . bilden eine gerade Scheinaxe (Sympodium), mit der besonderen Eigenthümlichkeit, dass jedesmal das Mutter- oder Stützblatt, in dessen Axel sich der geförderte Seitenspross entwickelt, mit diesem verwächst und an ihn eine Strecke hinaufgeschoben wird. — Bezeichnen die kugeligen Endigungen 1, 2, 3, 4 unserer Figur Blüthen, so wäre das Ganze geeignet, den Blüthenstand mancher Solaneen schematisch zu versinnlichen, denkt man sich die Blätter 1^a, 2^a, 3^a, 4^a hinweg, so könnte das Schema für die Hauptzweige der Inflorescenz der Sedumarten gelten; nähme man dagegen an, dass noch jedesmal in den Blattaxeln von 1^a, 2^a, 3^a, 4^a ein geförderter Seitenspross in derselben Art mit Verschiebung des Mutter-

blatts wie auf der anderen Seite entstände, so würde diess die Verzweigung und Blattstellung von Datura schematisch vereinfacht wiedergeben.

Verwickelter sind die Verhältnisse bei Fig. 150, wo *I* den unteren Theil einer eben blühenden Pflanze von Herminium Monorchis darstellt; *tt* ist die Bodenoberfläche, was tiefer liegt, also unterirdisch; *B* ist eine kugelig angeschwollene Wurzel, über der sich der blättertragende Spross erhebt, welcher unten die dünnen Seitenwurzeln *w, w, w*, ferner ein scheidiges Niederblatt[1]) *b* und zwei Laubblätter *c, d* erzeugt, weiter oben sich als dünner Schaft *A* erhebt, der am Gipfel eine Blüthentraube trägt. Wenden wir unsere Aufmerksamkeit ausschliesslich dem Gebilde *H* zu; es ist ein Spross, der die Ersatzknospe für das nächste Jahr enthält, denn die ganze Pflanze *A B* in *I* stirbt nach dem Abblühen ab, und im nächsten Jahr wird aus der in *H* enthaltenen Knospe eine eben solche Pflanze erzeugt. —



Fig. 149. Schema für die Verwachsung von Blättern mit den Axentheilen ihrer Axelsprosse nach Nägeli und Schwendener (»Mikroskop«).



Fig. 150. Herminium Monorchis nach Thilo Irmisch (Biologie und Morphologie der Orchideen. Leipzig 1853.)

H ist nun ein Axelspross des Niederblattes *b*, ein früherer Zustand ist in Fig. *III* dargestellt, wo *M* die mediandurchschnittene Basis des Blattes *b* bedeutet; *g* ist ein Fibrovasalstrang, der aus der Hauptaxe zur Ersatzknospe *u* hinläuft; *bl* ist das erste Blatt dieser Knospe *u*, das seinen Rücken der Mutteraxe zukehrt und eine niedrige Scheide darstellt, welche die folgenden Blätter der Knospe *u* umfasst; B^2 ist die junge Knollenwurzel mit ihrer Wurzelscheide *v*. Um nun die bereits stattgefundene Verschiebung zu verstehen, denke man sich die ganze untere Partie zwischen *M* und *v* so verkürzt, dass B^2 ungefähr in die Gegend des Buchstaben *g* zu liegen kommt, auch denke man sich gleichzeitig die Knospe *u* nach *o* zurückversetzt; damit hätte man die normale Stellung der betreffenden Theile von *H*, und man begreift, dass der Kanal *l*, den die Basis des Blattes *bl* umschliesst, eine Folge des schief

1) Ein erstes Niederblatt, in dessen Axel die Knospe *k* steht, ist nicht mehr sichtbar.

nach aussen gerichteten Wachsthums des zwischen *o* und *u* liegenden Gewebes ist, dass die Wurzelscheide *v* eigentlich ein Theil der Oberfläche der Hauptaxe über *M* sein muss, und dass somit B^2 in dem Gewebe der Mutteraxe unterhalb der Knospe *u* und seitlich an dem Fibrovasalstrang *g* entstanden ist; bei normaler Stellung der Knospe und Wurzel würde die Wachsthumsaxe der letzteren mit der der Knospe einen fast rechten Winkel bilden, während sie durch die Verschiebung in ihre rückwärts gehende Verlängerung fällt. — Das Wachsthum der zwischen *g* und *u* liegenden Gewebemasse schreitet nun in der eingeschlagenen Richtung fort, der ganze Seitenspross nimmt die in *H* (*I*) dargestellte Form an; die hierbei noch ferner stattfindende Lagenveränderung der Theile ist durch Fig. *II* erläutert, wo *kn* die in *III* mit *u* bezeichnete Knospe, *bl* die noch mehr verlängerte Scheide des Blattes *bl* in *III* darstellt; der Kanal *t* ist der in die Breite gezogene Hohlraum des Blattes *bl*, der ohne jene Verschiebung ganz von der Knospe *u* (oder *kn*) ausgefüllt sein würde.

Um die folgende, sehr häufig vorkommende Verschiebung verständlicher zu machen, sei vorläufig auf Fig. 108 hingewiesen, welche zeigt, wie das Gewebe unterhalb des Scheitels durch sehr bedeutendes und früh eintretendes allseitig gleiches Dickeswachsthum sich so ausbreitet, dass die Fläche des Vegetationspunktes, die sonst konisch erhaben ist, fast eben wird; der Scheitelpunkt kommt so in die Mitte einer Fläche, statt an die Spitze eines Kegels zu liegen; bei Helianthus bleibt dieses Verhalten ziemlich unverändert bei Entwickelung des Blüthenkopfes; die Abnormität steigert sich aber in vielen Fällen derart, dass der Scheitelpunkt an die Basis einer tiefen Höhlung zu liegen kommt, deren Wandung dadurch entsteht, dass ältere, eigentlich unter dem Scheitel liegende Gewebemassen sich vordrängen und aufwärts wachsend den Scheitel selbst überwölben; so ist es z. B. bei der Bildung der Feige, die, wie Fig. 151 zeigt, ein metamorphosirter Zweig ist, dessen Scheitel bei *I*a noch beinahe eben, bei *II* schon durch einen blättertragenden Ringwulst überwallt, bei *III*a urnenförmig vertieft ist; der Scheitelpunkt dieses Sprosses liegt hier am tiefsten Grunde der Höhlung, deren Innenseite eigentlich nur die Verlängerung der Aussenseite der Feige ist und dem entsprechend sehr zahlreiche Blüthen (exogene Seitensprosse) trägt. Bei der nahe verwandten Gattung Dorstenia bleibt die Feige offen, die Ränder des die kleinen Blüthen tragenden, kuchenförmigen Axenstückes wölben sich nicht zusammen.



Fig. 151. Entwickelung der Feige von Ficus carica nach Payer (Organogénie de la fleur).

Auf einem ganz ähnlichen Vorgang, wie die Bildung der gewöhnlichen Feige, beruht die Entstehung perigynischer Blüthen und der unterständigen Fruchtknoten. Fig. 152 versinnlicht diess an der perigynischen Blüthe einer Rose. *I* zeigt den noch sehr jungen Spross, der sich zu einer Rosenblüthe entwickeln soll, halb von oben und aussen gesehen; das Sprossende ist dick angeschwollen, es hat bereits die fünf Kelchblätter *ll* erzeugt, und die fünf mit ihnen alternirenden Corollenblätter sind bereits als kleine Höcker *c* sichtbar, zwischen denen die Scheitelregion der Blüthenaxe breit und flach erscheint. Während nun die Kelchblätter rasch heranwachsen, erhebt sich die Zone des Axengewebes, aus der sie entspringen, in Form eines Ringwalles *xx* in *II*, der sich oben später verengt, wie in *IV* sichtbar ist; es entsteht so ein urnenförmiges Gebilde, das unter dem Namen Hagebutte bekannt ist und zur Reifezeit durch seine rothe (oder gelbe) Färbung und sein pulpöses süsses Gewebe sich

auszeichnet. Auch hier liegt der Scheitelpunkt in der Mitte der Basalfläche der Höhlung; die Innenfläche der Urnenwand ist auch hier ein eingestülpter Theil der wirklichen Aussenseite der Blüthenaxe; dem entspricht auch die acropetale Folge der Entstehung der Blätter (die freilich gerade in diesem Falle nicht ganz streng, aber doch im Ganzen eingehalten wird). Es leuchtet ein, dass wenn der Scheitelpunkt bei *y* (in *II*) liegt, die Reihenfolge der Blätter (hier Staubblätter *st* und Carpelle *k*) von oben nach unten als acropetale bezeichnet werden.

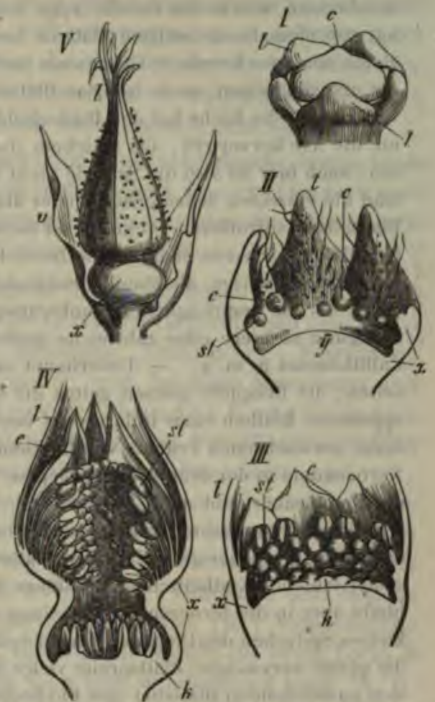


Fig. 152. Rosa alpina. Entwickelung der Blüthe nach Payer (Org. de la fleur).

Wenn es überhaupt noch eines Beweises für das eben Gesagte bedürfte, so würde er durch die Entwickelungsgeschichte der Blüthen des mit den Rosen nahe verwandten Geum geliefert werden (Fig. 153); auch hier erhebt sich derjenige Theil der Blüthenaxe, welcher die Kelchblätter *l*, die Corolle *c* und die Staubfäden *a*, *a* trägt, in Form eines hohen Ringwalles *y*, *y*; die Scheitelregion aber, welche bei Rosa ganz aufhört sich zu verlängern, erhebt sich hier noch einmal als konischer Körper *x*, der an seinem höchsten Punkt den Scheitelpunkt der Blüthenaxe trägt. Die Reihenfolge der Entstehung der Blattgebilde ist hier ebenfalls acropetal, und dementsprechend entstehen die Staubfäden *a* auf der Innenseite der Axen *y*, *y* von oben nach unten, die darauf folgenden Carpelle an *x* von unten nach oben. Bei Geum und anderen Dryadeen schlägt sich zur Zeit der Befruchtung die Urne *yy* aus einander, ihr Rand wächst so stark im Umfang, dass sie sich flach, tellerartig ausbreitet und ihre Innenfläche zur Oberfläche der Ausbreitung wird, in deren Mitte sich das Gynophorum *x* als Kegel erhebt, der bei Fragaria später stark anschwillt, fleischig wird und die Erdbeere (eine Scheinfrucht, gleich der Hagebutte) darstellt.


Fig. 153. Längsschnitt einer jungen Blüthe von Geum rivale.

Man sieht, dass die Bildung der Feige, der Hagebutte und des später flachen Blüthenbodens von Geum auf einer Verschiebung beruht, welche durch starke Wucherung solcher Gewebemassen bedingt ist, die als Zonen unter dem Vegetationspunkt entstanden sind; von Verwachsung der Blattgebilde (wie es in der beschreibenden Botanik gewöhnlich aufgefasst wird), kann hier keine Rede sein. Auch die sogenannten verwachsenblättrigen Blumenkronen und Kelche der gamopetalen oder sympetalen Blüthen entstehen nicht durch Verwachsung; vielmehr entstehen die Blumenblätter (resp. Kelchblätter) auf dem breiten Ende des jungen Blüthenstiels als isolirte Protuberanzen in einem Quirl. Dass eine gamopetale Blumenkrone oder ein solcher Kelch später als eine Glocke erscheint, die am Rande nur so viele Zipfel hat, als Blätter da sein sollten, beruht nicht auf seitlicher Verschmelzung der Blattränder, sondern darauf, dass die ganze ringförmige Zone des jungen Blü-

thenbodens, welche die Corolle (resp. Kelch) trägt, hervorwächst; der glockenförmige Theil hat also niemals aus isolirten Blättern bestanden, er ist das gemeinsame Basalstück, das gleich von vorn herein als Ganzes aus der Blüthenaxe hervorgeschoben wurde und am Rande die ursprünglichen, noch isolirten Blätter als Zipfel der Glocke erkennen lässt. Umgekehrt verhält sich die Sache bei den Blattscheiden der Equiseten, wo ursprünglich ein Ringwall um die Axe hervortritt, aus welchem dann secundär die einzelnen Blattzipfel hervorsprossen; auch hier ist also die Scheide nicht aus vorher isolirten Stücken verwachsen, vielmehr sind die einzelnen Scheidenzipfel eher als Verzweigungen einer einheitlichen ringförmigen Blattanlage aufzufassen. Aehnlich ist es auch bei den Staubgefässbündeln, die man gewöhnlich als verwachsene Staubgefässe bezeichnet; es entstehen vielmehr ursprünglich ebenso viele Protuberanzen, als Staubfadenbündel erzeugt werden sollen; diese Protuberanzen sind selbst als die ursprünglichen Staubblätter aufzufassen, die dann nachträglich durch Verzweigung mehrere oder zahlreiche gestielte Antheren erzeugen (so z. B. bei Hypericum, Callithamnus u. m. a.) — Ueberhaupt sind Verwachsungen ursprünglich isolirter Theile selten; als Beispiele können gelten die verwachsenen unterständigen Fruchtknoten zweier opponirter Blüthen einer Inflorescenz von Lonicera alpigena, die zu einer grossen Scheinbeere verwachsenen Früchte von Benthamia fragifera, ferner die Verwachsung der beiden Narbenköpfe in der Blüthe von Asclepias unter sich und mit den Antheren; die Antheren der Compositen sind nicht verwachsen, sondern nur seitlich verklebt. Viel häufiger als wirkliche Verwachsung kommt das Fehlschlagen bereits angelegter Glieder vor. So z. B. entstehen die »paarig« gefiederten Blätter der Leguminosen[1]) als unpaarig gefiederte; das später fehlende Endblättchen ist anfangs in der Knospe sogar grösser als die Seitenblättchen, bleibt aber in der ferneren Entwickelung so zurück, dass es am fertigen Blatt nur noch als kleines Spitzchen den Ursprung der höchsten Seitenblättchen überragt; so verkümmert auch die ganze (verzweigte) Blattspreite vieler Acacien, die dann durch den in der Medianebene sich ausbreitenden Blattstiel (das Phyllodium) ersetzt wird. Noch vollständiger ist die Verkümmerung der Blätter, aus deren Axeln die Rispenzweige der Gräser entspringen, bei denen nicht selten auch ganze Blüthen verkümmern. Bei den diclinischen Phanerogamen beruht die Eingeschlechtigkeit der Blüthe meist auf Verkümmerung der Staubblätter in den weiblichen, der Carpelle in den männlichen Blüthen; zuweilen verkümmert von mehreren Staubblättern nur eines, wie bei den Gesneraceen (z. B. Columnea, wo es sich in ein kleines Nectarium verwandelt, ebenso bei den Fruchtblättern (z. B. Terebinthaceen). In all diesen Fällen ist das später verkümmernde Gebilde in der Knospe oder noch später wirklich vorhanden, hört aber dann auf, weiter zu wachsen; indessen zeigt die Vergleichung nahe verwandter Pflanzen, dass sehr häufig bestimmte Glieder in der Blüthe fehlen, deren Vorhandensein man nach der Stellung und Zahl der anderen und nach ihrem Vorkommen bei nahe verwandten erwarten dürfte, obgleich in solchen Fällen auch die frühesten Knospenzustände das fehlende Glied nicht aufweisen. Da man vom Standpunkte der Descendenztheorie aus annehmen darf, dass nahe verwandte Pflanzen aus einer gemeinsamen Stammform entstanden sind, so kann man in solchen Fällen das fehlende Glied ebenfalls als ein abortirtes betrachten, nur ist hier der früher einmal eingetretene Abortus so vollständig und so erblich geworden, dass selbst die erste Anlage des betreffenden Gliedes unterbleibt. Das Verständniss vieler Blüthen und die Zurückführung verschiedener Blüthenformen auf gemeinsame Typen hängt oft von der Ergänzung derartiger abortirter Glieder ab, worauf wir im II. Buch bei der Behandlung der Phanerogamen ausführlich zurückkommen.

§ 29. Generationswechsel. Wenn eine Pflanze eine Zeit lang gewachsen ist und dabei bestimmte innere und äussere Differenzirungen und Gliederungen erfahren hat, so tritt endlich ein Moment ein, wo einzelne Zellen sich aus dem organischen Verband ablösen und aufhören, als integrirende Theile

1) Hofmeister: allgem. Morphologie, p. 546.

der sie erzeugenden Pflanze an deren bisherigem Wachsthum theilzunehmen; diese Zellen beginnen sofort oder nach weiteren Vorbereitungen einen selbständigen Entwickelungsprocess, es entsteht ein Gebilde, das nicht mehr als ein Theil der in sich zusammenhängenden Gliederung der Mutterpflanze aufzufassen ist, eine neue Pflanze, welche der sie erzeugenden gleich oder ungleich sein kann.

Solche aus dem Gliederungscomplex einer Pflanze ausscheidende, wenn auch nicht immer ihren Entstehungsort verlassende Zellen sind Fortpflanzungszellen, und die aus gleichartigen Fortpflanzungszellen entstehenden, unter sich ebenfalls gleichartigen Pflanzenkörper bilden eine Generation.

Nur bei manchen Algen und Pilzen kommt es (nach dem gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse) vor, dass alle auf einander folgenden Generationen gleichartig sind und gleichartige Fortpflanzungszellen erzeugen (Nostocaceen, Spirogyren u. a.); aber schon bei den meisten Thallophyten und bei allen Muscineen und Gefässpflanzen sind die aus einander hervorgehenden Generationen unter sich verschieden, indem sie verschiedene Arten von Fortpflanzungszellen erzeugen, aus denen Pflanzenkörper von verschiedener Lebensweise und verschiedener Gliederung entstehen. In solchen Fällen können zunächst mehrere unter sich gleichartige Generationen (A, A, A...) auf einander folgen, deren letzte eine ungleichartige Generation (B) hervorbringt, die dann ihrerseits wieder eine Generation der ersten Art (A) erzeugt, wie es z. B. bei Vaucheria und Saprolegnia der Fall ist; oder es folgen nach und nach drei (selbst vier) verschiedene Generationsformen (A, B, C..) auf einander, bis endlich wieder die erste Form A entsteht, wobei ebenfalls die eine Form sich mehrfach wiederholen kann (A, B, B. B.. C, A) bevor es zur Erzeugung einer neuen kommt, wie bei den Hypodermiern unter den Pilzen, wo aus der Aecidiumform die Uredoform hervorgeht, sich in mehreren Generationen fortpflanzt, bis endlich aus einem letzten Uredo als dritte Generationsform die Puccinia entspringt, die ihrerseits wieder ein Aecidium erzeugt (vergl. II. Buch Pilze). Der bei den Algen und Pilzen häufiger, bei den Muscineen und Gefässkrytogamen ausschliesslich vorkommende Fall ist aber der, dass nur zweierlei Generationsformen mit einander abwechseln, die Generationsform A erzeugt die B, die Form B erzeugt wieder A.

Den ganzen Entwickelungsprocess, der sich in den auf einander folgenden verschiedenartigen Generationen erschöpft und endlich wieder zu der ersten Form zurückführt, nennt man den Generationswechsel; jede von einer vorhergehenden und einer nachfolgenden verschiedene Generationsform mag als eine Wechselgeneration bezeichnet werden; der Generationswechsel z. B. A B, A B, A B.. besteht also aus den beiden Wechselgenerationen A und B, ebenso der Generationswechsel A B B B.. C, A B B B... C aus den drei Wechselgenerationen A und B und C.

Die Fortpflanzungszellen sind entweder im Stande, jede für sich allein, ohne fremde Hilfe, sich weiter zu entwickeln und in diesem Falle sind es ungeschlechtliche Fortpflanzungszellen; die Generationsform, aus der sie unmittelbar und allein hervorgehen, ist eine ungeschlechtliche Generation; — oder sie sind so beschaffen, dass sie erst durch materielle Vereinigung mit einer andern Fortpflanzungszelle zu weiterer Entwickelung angeregt werden; in diesem Falle sind die Fortpflanzungszellen geschlechtliche (sexuelle) und die Generationsform,

der sie ihre Entstehung verdanken, ist eine Geschlechtsgeneration. Sind die beiden sich zu einer entwickelungsfähigen Zelle vereinigenden Geschlechtszellen äusserlich gleichartig und gleichgross, so nennt man den Act ihrer Vereinigung: Conjugation; sind sie dagegen in Form, Grösse und sonstigem Verhalten auffallend verschieden, so nennt man den Act der Vereinigung die Befruchtung; diejenige der beiden Geschlechtszellen, welche anregend wirkt und selbst in der Befruchtung zu Grunde geht, ist die männliche (Spermatozoid, Pollenkorn), die, welche durch jene angeregt, sich zu einem Embryo umbildet, der die neue Generation beginnt, ist die weibliche Zelle oder einfach das Ei (unter Umständen als Oosphäre, Keimkörper, Keimbläschen von den Autoren bezeichnet)[1]. — Während sich die ungeschlechtlichen Fortpflanzungszellen ganz gewöhnlich von der Mutterpflanze ablösen und zerstreuen (daher Sporen genannt), um abgesondert von dieser die neue Generation zu erzeugen, bleibt dagegen die Eizelle in einem besonderen Organ der Mutterpflanze (Oogonium, Archegonium, Samenknospe) gewöhnlich liegen, erwartet dort die Befruchtung und beginnt, von der Mutterpflanze anfänglich noch ernährt, den neuen Vegetationsprocess (Embryobildung); doch kommt es bei den Algen (z. B. Fucaceen) auch vor, dass die Eier vor der Befruchtung austreten und ausserhalb der Mutterpflanze die neue Generation erzeugen.

Betrachtet man nun das Verhältniss der ungeschlechtlichen und der sexuellen Fortpflanzung zur Generationsfolge, so zeigt sich, dass bei sehr einfachen Pflanzen zuweilen immerfort ungeschlechtliche Generationen auf einander folgen (so z. B. bei den Nostocaceen), dass aber auch andererseits ununterbrochen geschlechtliche Generationen aus einander hervorgehen können, wie bei den Spirogyren. — Findet Generationswechsel statt, so können in einzelnen Fällen alle Wechselgenerationen ungeschlechtlich sein, wie bei Hydrodictyon (nach Pringsheim)[2], oder es folgen mehrere ungeschlechtliche Generationen auf einander, bis zuletzt eine geschlechtliche entsteht, wie bei Vaucheria, Mucorineen, Cystopus. Der gewöhnliche und bei den Muscineen und Gefässkryptogamen allgemein vorkommende Fall ist aber der, dass geschlechtliche und ungeschlechtliche Generationen regelmässig abwechseln.

Beachtet man ferner die morphologische Gliederung der Wechselgenerationen, so liegt bei sehr einfachen Pflanzen die Verschiedenheit zuweilen nur darin, dass die eine Generation eben ungeschlechtliche Sporen, die andere aber Geschlechtsorgane erzeugt, wie bei den Vaucherien und Saprolegnieen, wo dann morphologische Unterschiede der Wechselgenerationen erst bei der Vorbereitung zur Fortpflanzung bemerklich werden. Aber schon bei den höher organisirten Algen und Pilzen sind die Wechselgenerationen meist von sehr verschiedenem Wuchs, und besonders auffallend ist der Unterschied meist dann, wenn eine Generation bloss Sporen, die andere Geschlechtsorgane bildet; so ist z. B. die geschlechtliche Generation bei den Pezizen, (wo die Sexualität von De Bary, Woronin, Tulasne beobachtet ist) ein auf dem nährenden Substrat herumkriechendes fädiges Mycelium, auf welchem sich nach der Befruchtung die zweite ungeschlechtliche Generation

1) Vergl. III. Buch über Sexualität.

2) Bei der grossen Verbreitung der Sexualität und dem Umstand, dass die Befruchtung oft da entdeckt wurde, wo man sie am wenigsten erwartete, ist es immer noch zweifelhaft, ob nicht auch diejenigen niederen Algen und Pilze, die wir einstweilen als ganz ungeschlechtlich betrachten, doch unter gewissen Verhältnissen Sexualzellen entwickeln.

in Form eines massiven Gewebekörpers, des Fruchtkörpers mit seinen zahlreichen Sporenschläuchen entwickelt — Bei den Muscineen und Gefässkryptogamen, wo der Generationswechsel klarer als sonst hervortritt, ist die Geschlechtsgeneration immer von der ungeschlechtlichen Sporengeneration wesentlich verschieden: jede der beiden Wechselgenerationen folgt einem ganz anderen Wachsthumsgesetz. Bei den Laubmoosen z. B. ist die geschlechtliche Generation ein sich selbst ernährender, meist Jahre lang fortlebender Cormophyt, der an seinen meist reich verzweigten Axen zahlreiche, scharf abgegliederte Blätter, Wurzelhaare und endlich die Archegonien und Antheridien bildet, während die zweite Generation, aus dem befruchteten Ei im Archegonium entstehend, eine gestielte Kapsel darstellt, in welcher die ungeschlechtlichen Sporen entstehen; diese sogenannte Moosfrucht, obgleich sie eine reiche Gewebedifferenzirung erkennen lässt, ist ein Thallusgebilde, dem die Gliederung in Axe und Blatt völlig mangelt. — Bei den Gefässkryptogamen dagegen ist die aus der Spore hervorgehende geschlechtliche Generation ein kleiner Gewebekörper der einfachsten Art, ohne namhafte Gewebedifferenzirung, ein Thallus, der gewöhnlich nicht einmal die Neigung zu irgend einer äusseren Gliederung oder Verzweigung verräth; bei den Farnen, Equiseten und Ophioglossen lebt dieses sogen. Prothallium frei auf oder in der Erde, bei den Rhizocarpeen und Selaginellen bleibt es dagegen in der Spore stecken: in dem weiblichen Geschlechtsorgan (Archegonium) dieser ersten Generation entsteht nach der Befruchtung die zweite Generation, die sich hier überall zu einem hochentwickelten Cormophyten gestaltet, der meist unbegrenzte Lebensdauer besitzt, bei den Farnen oft grossartige Dimensionen erlangt und immer einen Stamm bildet, der hochorganisirte Laubblätter, Wurzeln und Haare, endlich die Sporen in besonderen Behältern bildet.

Es ist eine der wichtigsten Aufgaben der Morphologie und Systematik, den Generationswechsel der verschiedenen Pflanzenklassen nicht nur nachzuweisen, sondern auch nach bestimmten Principien zu vergleichen, was im II. Buch ausführlich geschehen wird; hier sei nur die Bemerkung beigefügt, dass auch bei den Phanerogamen der Generationswechsel vorhanden ist; die Cycadeen und Coniferen schliessen sich in dieser Hinsicht unmittelbar an die Lycopodiaceen an, und durch ihre Vermittelung gelingt es, auch in der Samenbildung der Mono- und Dicotylen noch die wichtigsten Züge des Generationswechsels der höchsten Kryptogamen wiederzufinden; es genüge hier zu bemerken, dass das Endosperm der Phanerogamen dem Prothallium der Gefässkryptogamen (also der Geschlechtsgeneration) entspricht, während der neben oder in dem Endosperm des Samens liegende Embryo der ungeschlechtlichen, Sporen bildenden Pflanze der Farne, Equiseten u. s. w. zu vergleichen ist; auch hier ist, wie dort, die eine Generation (das Endosperm = Prothallium) morphologisch ein Thallus, die andere ein Cormophyt, der bewurzelte Stamm mit seinen Blättern und Blüthen.

Da in dem Generationswechsel die Hauptabschnitte der Lebensgeschichte jeder Pflanze, die entscheidenden Wendepunkte der verschiedenen Gestaltungsvorgänge gegeben sind, so muss eine geordnete Darstellung der natürlichen Verwandtschaft der Pflanzen, und das ist das natürliche System, vor allem die Homologieen im Generationswechsel verschiedener Klassen nachweisen und vergleichen, was gegenwärtig nur bei den Thallophyten und Characeen noch mit grossen Schwierigkeiten verknüpft, zum Theil noch unmöglich, bei den Muscineen, Gefässkrypto-

gamen und Phanerogamen aber durchführbar ist und zu den unerwartetst interessantesten Ergebnissen führt.

In dem betreffenden Paragraphen der ersten Auflage habe ich der Definition de rationswechsels die Erscheinungen bei den Muscineen und Gefässkryptogamen zu gelegt, und konnte dem entsprechend als das wesentliche Moment die Aenderung des thumsgesetzes bei dem Uebergang von der einen zur anderen Wechselgeneration gehoben werden, was auch für viele Thallophyten einerseits und für die Phaner andererseits gilt. Indessen trat dabei die innige Beziehung der Erzeugung geschlec und ungeschlechtlicher Fortpflanzungszellen zum Generationswechsel mehr als wün werth in den Hintergrund, da der Generationswechsel gerade in seinen einfachsten l wie bei den Vaucherien, Saprolegnien und Mucorineen beinahe ausschliesslich ein geschlechtlicher und ungeschlechtlicher, sonst aber fast übereinstimmend wachsen nerationen ist. Obwohl sich nun die frühere Begriffsbestimmung streng genommen diese Fälle anwenden liesse, schien mir die hier versuchte Darstellung doch ansch und dem Verständniss des Anfängers zugänglicher. — Die frühere Definition erlaul die Erzeugung der Laubmoosknospen an Zweigen des Protonemas mit unter den Be Generationswechsels zu subsumiren, ein Fall, der sich der hier gegebenen Begriffs mung dagegen entzieht, da die zur Scheitelzelle des Laubsprosses sich umbildende S zelle eines seitlichen Protonemazweiges nicht ohne Weiteres als eine Fortpflanzungs obigen Sinne gedeutet werden kann. Wenn man nun in der Ausschliessung diese würdigen Erscheinung von dem Begriff des Generationswechsels eine Beeinträchtig letzteren sehen möchte, so ist allerdings auf der anderen Seite zu beachten, dass die Abgliederung der Laubmoosknospe von dem sie erzeugenden Protonema und der da bundene Uebergang zu einem ganz anderen Wachsthumsgesetz, bei den Lebermoos nicht vorkommt, dass hier die dem Protonema homologen Gebilde oft nur als vorber rasch vorübergehende Keimzustände erscheinen, ähnlich wie auch die keimenden Farn zumal bei den Hymenophyllaceen, erst ein fadenförmiges Gebilde erzeugen, an dessen dann das flächenförmige Prothallium auftritt. Es lässt sich daher das Protonema eben genannten »Vorkeimen« als eine besondere, in dem Generationswechsel ein tete Gliederung der Wachsthumsvorgänge betrachten, die auch in dem stark ausgel Vorkeim der Gymnospermen und vieler Angiospermen ihr Analogon findet. So sehr im Interesse der Wissenschaft liegt, die verschiedenen Erscheinungen unter möglichst allgemeine Begriffe zusammenzufassen, so ist diess für die Forschung doch nur d Nutzen, wenn die allgemeinen Begriffe einer deutlichen und klaren Definition fähig si wenn sie nur solche Dinge umfassen, die unter sich in solchen bestimmten Eigen übereinstimmen, durch welche sie sich zugleich von anderen Erscheinungen untersc daher halte ich es auch nicht für zweckmässig, die Verschiedenheiten von Spross Pflanze, z. B. von Niederblatt-, Laub- und Blüthensprossen, einfach als Generations zu bezeichen. Es ist gewiss wünschenswerth, die Thatsache, dass Sprosse bestimn neue Sprosse von bestimmter anderer Art regelmässig erzeugen, mit einem Kunsta zu bezeichnen; und wäre das Wort: Generationswechsel nicht schon für die oben a teten Erscheinungen vergriffen, so könnte es recht wohl dazu benutzt werden; für zugleich aber ist es nicht verwendbar, da es dann doppelsinnig und also wissensc unbrauchbar würde. Man könnte z. B. analog dem Worte Generationswechsel das Sprosswechsel für den angedeuteten, bei Phanerogamen so häufig vorkommenden l Metamorphose verwenden.

Zweites Buch.

Specielle Morphologie und Grundzüge der Systematik.

Erste Gruppe.

Die Thallophyten.

Unter diesem Namen werden die Algen und Pilze (zu denen auch die Flechten gehören) zusammengefasst; die ausserordentliche Verschiedenheit der Formen und Lebensweise derselben macht es aber unthunlich, ihre Zusammengehörigkeit durch Angabe einiger hervorragenden Züge des Wachsthums, der Fortpflanzung und zumal des Generationswechsels zu kennzeichnen, wie diess bei den folgenden Gruppen geschehen wird. Trotzdem knüpft ein starkes nnd leicht kenntliches Band natürlicher Verwandtschaft auch die verschiedensten Formen der Thallophyten aneinander: Uebergangsformen in zahllosen Abstufungen führen von den einfachsten, aus vereinzelten rundlichen Zellen bestehenden Algen nicht nur zu den hochdifferenzirten Repräsentanten derselben Classe, sondern auch, durch die Wasserpilze und Schimmelformen zu den wunderbaren Gestalten der grossen Hutpilze, Gastromyceten und Ascomyceten, deren äussere und innere Gliederung von der aller anderen Pflanzen weit abweicht. Eine ausführliche Darstellung dieser Verhältnisse würde jedoch dem Anfänger zunächst ganz unverständlich bleiben, da sie nicht nur die Kenntniss der im Folgenden mitgetheilten Thatsachen, sondern auch die speciellere Bekanntschaft mit anderen zahlreichen Formen, die hier nicht beschrieben werden können, voraussetzt. Uebrigens wird ein wiederholtes Studium dessen, was hier über die Thallophyten, Characeen, Moose und Gefässpflanzen beigebracht wird, dem Anfänger die Verwandtschaftsverhältnisse in ihren hervorragenden Zügen deutlich aufweisen. Nur das Eine sei vorläufig noch erwähnt, dass die Benennung: Thallophyten zwar insofern eine passende ist, als sie eine hervorragende Eigenschaft der äusseren Gliederung der meisten Algen und aller Pilze andeutet; allein eine scharfe Grenze wird dadurch zwischen den Algen und der Gruppe der Muscineen nicht gezogen, da einerseits manche Algen eine Differenzirung von Stamm und Blatt deutlich erkennen lassen, während andererseits der Vegetationskörper vieler Lebermoose ein sehr einfacher Thallus ist. Ebenso wenig würde in der Gewebebildung eine Grenze zwischen Algen einerseits, Characeen und Muscineen andererseits aufzufinden sein. — Leicht wäre es

allerdings, eine Reihe negativer Merkmale der Thallophyten anzugeben, d. h. zu zeigen, dass hier gewisse Eigenschaften, die wir bei allen anderen Pflanzen oder einzelnen Gruppen finden, fehlen: allein dadurch würde wohl bewiesen, dass die Algen und Pilze keine Characeen, keine Muscineen und keine Gefässpflanzen sind, es würde aber dadurch noch Nichts über ihre Verwandtschaft unter sich ausgesagt.

Classe 1.

Die Algen[1]).

Die Algen beginnen mit den kleinsten und einfachsten Formen des Pflanzenreichs, erreichen aber, auf verschiedene Weise sich vervollkommnend, höhere Organisationsstufen und häufig so beträchtliche Dimensionen und Massenanhäufung ihrer Substanz, wie wir sie erst bei viel höher organisirten Classen wiederfinden. — Die fortschreitende Vervollkommnung schlägt sehr verschiedene Wege ein, bald ist es die Differenzirung der einzelnen Zelle, bald die Verbindungsweise der Zellen, bald die äussere Gliederung, die Verschiedenheit des Wachsthums nach verschiedenen Richtungen hin, gewöhnlich aber eine Vereinigung dieser Momente, wodurch aus einfacheren Gestalten vollkommenere hervorgehen. Die Massenentwickelung der Algen wird ebenfalls auf verschiedene Art erreicht, einmal indem die einzelnen Individuen sich vergrössern, ein andermal durch Vereinigung zahlreicher Individuen zu einem genetisch und organisch verbundenen Complex, welcher der Aussenwelt gegenüber wie ein individuelles Ganze sich verhält; ersteres geschieht besonders bei den morphologisch und histologisch vollkommeneren Formen (Fucaceen), letzteres bei den einfacheren Gestalten (Schleimalgen, Nostocaceen). —

Betrachten wir zunächst die Differenzirung der einzelnen Zelle, so begegnen uns auf den niedersten Stufen dieser Classe Formen, wo sich kaum mehr als eine Haut und der gefärbte Protoplasmakörper, dieser wohl immer eine Vacuole bildend, erkennen lässt; höhere Formen zeigen den Protoplasmakörper differenzirt in farblose und gefärbte Portionen, es treten körnige Bildungen, meist Amylum in diesen letzteren auf; ein Zellkern, der den niedersten Formen fehlt, tritt bei den höhern deutlich hervor; der grün gefärbte Protoplasmakörper nimmt die verschiedensten Formen an, er bildet Ringe, Bänder, Sterne; gewöhnlich aber und schon bei den einfacheren Formen zerfällt er in Körner (Chlorophyllkörner), die bei den gewebeartig verbundenen Zellen immer vorhanden sind. Viel weniger mannigfaltig ist die Configuration der Zellhaut im Vergleich mit anderen Pflanzenclassen, wenigstens in sofern sie auf Dickenwachsthum, Schichtung und chemisch-physikalischer Differenzirung beruht. Im Allgemeinen herrscht eine Neigung zur Verschleimung der Zellhaut, die nicht selten die wichtigste Rolle bei der Entleerung der Fortpflanzungszellen spielt; dagegen ist Verholzung sehr selten, viel-

---

1) Umfassendere Werke über Algen: Kützing, Phycologia generalis, Leipzig 1843, und Nägeli, Die neueren Algensysteme, Neuenburg 1847. — De Bary: Bericht über die Fortschritte der Algenkunde in den Jahren 1855, 1856, 1857 in Botan. Zeitg. 1858, Beilage p. 55.

leicht niemals vorhanden, grössere Festigkeit gewinnt sie nur durch massenhafte Einlagerung von Kieselsäure (bei den Diatomeen) oder von Kalk (Acetabularia, Melobesiaceen); die meisten aus Zellgeweben bestehenden Algenkörper sind geschmeidig, biegsam, schlüpfrig. Zuweilen ist die Zellhaut oder einzelne Schalen derselben lebhaft gefärbt; ihr Dickenwachsthum ist meist ein fast gleichförmiges am Umfang der Zelle, stärkere Vorsprünge treten oft nach aussen hin hervor; auf der Innenseite der Zellhaut macht sich das localisirte Dickenwachsthum nur bei den gewebeartig verbundenen Zellen (z. B. Fucaceen, Florideen) durch Bildung einfacher Tüpfel bemerkbar. — Eine entschiedene Differenzirung der Haut in chemisch-physikalisch verschiedene Schalen tritt an den ruhenden Fortpflanzungszellen (z. B. Vaucheria, Oedogonium, Spirogyra) oft hervor. Die Cuticularisirung der äusseren Schichten greift niemals weit nach innen, die Cuticula bleibt gewöhnlich dünn.

Die Verbindung der Zellen mit einander ist in keiner anderen Pflanzenclasse so mannigfaltig, wie bei den Algen. Bei den einfachst organisirten Formen, wo die vegetativen Zellen, die zu einem Entwickelungscyclus gehören, unter einander fast gleich sind, erscheint ihre Verbindung zu einem Gewebe überflüssig, sie trennen sich daher nicht selten von einander schon bei ihrer Entstehung durch Theilung und leben vereinzelt (sogen. einzellige Algen); in anderen Fällen aber, wo sie ebenfalls keine weiter wahrnehmbaren Unterschiede zeigen, bleiben sie gewebartig verbunden, entweder als Zellreihe (Faden) oder als Zellfläche oder als Zellkörper, je nach der Richtung des Wachsthums und der darauf senkrechten Theilungen. Unter den niedrig organisirten Algen sind zwei Formen der Gewebebildung auffallend, die Einschachtelung und die nachträgliche Verbindung vorher freier Zellen; in beiden Fällen bilden die Zellen eine Familie; bei der Einschachtelung, wie wir sie bei den Gloeocapsen und Gloeocysten finden, bildet jede Zelle, bevor sie sich theilt, eine dicke, wasserreiche Zellhaut, so dass die zweite Generation von Zellen in die Zellhaut der ersten Generation, die dritte in die der zweiten Generation u. s. w. eingeschachtelt erscheint. Zuweilen verfliessen die dicken, schleimigen Zellhäute unter einander so, dass ihre Grenzen nicht mehr zu erkennen sind (Volvocineen), in andern Fällen bildet eine genetisch zusammengehörige Zellreihe (eine linienförmige Zellfamilie) auf diese Weise eine Gallerthülle um sich, oder mehrere solche verschmelzen zu einem grösseren Gallertklumpen, in welchem die Zellschnüre eingebettet sind (Nostoc). — Seltener ist die nachträgliche Vereinigung vorher isolirter, durch Theilung einer Mutterzelle entstandener Zellen und darauf folgendes gemeinsames Wachsthum; diese Vereinigung bildet eine Scheibe, wie bei Pediastrum, oder ein hohles Netz, wie bei Hydrodictyon. — Grössere Gewebekörper kommen bei den Algen nicht selten dadurch zu Stande, dass zahlreiche Zellfäden (Zellreihen) gemeinsam und dicht an einander liegend fortwachsen und sich in entsprechender Weise theilen; es können dabei die einzelnen Fäden innig verbunden sein (Coleochaete scutata) oder locker neben einander liegen (Coleochaete soluta). — Eine gewebeartige Structur kann selbst dadurch herbeigeführt werden, dass eine und dieselbe Zelle sich vielfach verzweigt und ihre Aussackungen sich in besonderer Weise an einander legen (Acetabularia, Udotea), so dass eine Durchschnittsansicht des Ganzen zahlreiche Zellhöhlungen sehen lässt, die aber sämmtlich nur Ausbuchtungen einer einzigen Zelle sind. — Alle diese Bildungen aber, die entweder ein Zellgewebe wirklich

darstellen oder nur nachahmen, haben indessen keine grosse Zukunft im Pflanzenreich; sie bleiben auf einzelne Algengruppen beschränkt, nur der Vergesellschaftung von Zellfäden werden wir noch bei den Pilzen und Flechten in höherer Ausbildung begegnen. — Die höher entwickelten Algenformen, die zugleich fähig sind, grosse Individuen zu bilden, wie die Fucusarten, Laminarien, Sargassum, manche Florideen, zeigen die gewöhnliche Art der Gewebebildung, die hier im Pflanzenreich zuerst auftritt und bei allen Muscineen und Gefässpflanzen in vervollkommneter Ausbildung festgehalten wird, d. h. es entsteht aus den Segmenten einer am Ende jedes Thalluszweiges liegenden Scheitelzelle zunächst ein Urmeristem, welches weiter rückwärts vom Scheitel in mehr oder minder verschiedene Formen von Dauergeweben übergeht, die in ihrer Differenzirung aber nur schwache Andeutungen jener scharf ausgeprägten inneren Gliederung zeigen, die wir z. Th. schon bei den Muscineen und allgemein bei den Gefässpflanzen finden. Das ganze Gewebe bildet eine Art Parenchym, dessen Zellen aber überall dicht zusammenschliessen, ausgenommen da, wo einzelne grosse Lufträume gebildet werden sollen. Eine Differenzirung dieses Algengewebes in verschiedene Systeme ist meist nur insofern angedeutet, als die äusseren Lagen kleinere festere Zellen besitzen, während die inneren oft sehr gross, zuweilen besonders lang sind (manche Florideen).

Die äussere Gliederung ist bei den niedersten Algen nur schwach angedeutet, durchläuft aber, wenn wir die verschiedenen Formenreihen der Classe durchgehen, die mannigfaltigsten Abstufungen. Sie macht sich zunächst dadurch geltend, dass das Wachsthum einer Axe folgt, wodurch ein langer Schlauch (Vaucheria) oder bei Intervention von Zelltheilungen eine Zellreihe gebildet wird: in diesem Falle kann das Wachsthum entweder an allen Stellen (intercalar) fortdauern (Spirogyra) oder auf eine Gipfelzelle beschränkt sein, oder von dieser aus allmählich nach rückwärts erlöschen; eine höhere Stufe erreicht die äussere Gliederung durch die Verzweigung; zunächst ist diese eine gleichartige, die Zweige gleichen in ihrem Wachsthumsmodus der Axe, bei höher differenzirten Formen wird sie ungleichartig, die seitlichen Sprossungen bilden sich anders aus, als das sie erzeugende Axenglied. Jenes wie dieses kann an einer einzigen Zelle, an einer Zellreihe oder an einem Gewebekörper eintreten. — Die äussere Gliederung der Algen, sofern sie sich in der Bildung einer Axe mit seitlichen, nach gewissen Regeln angeordneten Auswüchsen geltend macht, zeigt auf ihren höheren Stufen bereits eine Differenzirung, die entschieden an die Unterschiede von Stamm und Blatt, zum Theil selbst an die Wurzelbildung erinnert. Bei der Gattung Caulerpa machen sich diese Verhältnisse in auffallender Weise geltend, obgleich das ganze Thallom nur aus einer einzigen Zelle besteht; sie gliedert sich in einen kriechenden Stamm mit laubblattähnlichen, seitlichen, in acropetaler Ordnung entstehenden Zweigen und abwärts wachsenden wurzelähnlichen Schläuchen; in minder hohem Grade tritt eine ähnliche Differenzirung selbst schon bei den Vaucherien hervor. Noch viel mannigfaltiger differenziren sich die seitlichen Auszweigungen bei solchen Thallomen, die aus zahlreichen Zellen bestehen (Gewebekörper sind), indem sie unter ihrem fortwachsenden Scheitel in bestimmter Anordnung blattähnliche Anhängsel, stellenweise wurzelähnliche Sprossungen erzeugen (Fucaceen, die grösseren Florideen u. a.). Wenn die blattähnlichen Glieder der Thallome morphologisch nicht mehr streng von wirklich anerkannten Blättern unterschieden

werden können, so ist diess bei den wurzelähnlichen allerdings der Fall, insofern man willkürlich als Wurzeln nur die mit Wurzelhauben versehenen, endogen erzeugten blattlosen Sprossungen der Gefässpflanzen gelten lässt, allein ohne diese willkürlich gewählte Begrenzung wäre es schwer, eine natürliche Grenze zwischen den wurzelähnlichen Auswüchsen vieler Algen und den Wurzeln der Cormophyten zu finden. Um bei den Algen und zum Theil den Characeen und Muscineen diesen Beziehungen einen Ausdruck zu geben, könnte man die blattähnlichen Anhängsel als Phylloiden, die wurzelähnlichen als Rhizoiden bezeichnen.

Die Verzweigung am fortwachsenden Ende des Algenthallus kann seitlich (monopodial) oder dichotomisch sein; für beiderlei Verzweigungssysteme finden sich gerade bei den Algen die klarsten Beispiele. In beiden Fällen kann bei weiterem Wachsthum der ursprüngliche Charakter beibehalten werden, so dass das ausgebildete Thallom ein monopodiales oder ein gabeltheiliges ist; in beiden Fällen kann die weitere Ausbildung aber auch sympodial werden. Häufiger als bei anderen Pflanzenclassen liegen bei den Algen sämmtliche Auszweigungen (gleichartige und ungleichartige) in einer Ebene, die eine bestimmte Beziehung zum Horizont erkennen lässt, also wahrscheinlich von der Schwerkraft bestimmt wird: es gilt diess, wie es scheint, vorzugsweise von den Dichotomieen. Von besonderem morphologischem Interesse sind solche Fälle, wo bei echter oder unechter Dichotomie die Zweige seitlich zusammenschliessen und so, dem Substrat aufliegend, rundliche Scheiben bilden, die am Rande centrifugal fortwachsen (manche Coleochaeten, Melobesiaceen).

Die Fortpflanzung ist noch nicht in allen Familien der Algen hinreichend bekannt, bei vielen aber sorgfältig und von ausgezeichneten Beobachtern untersucht und selbst besser bekannt als irgendwo sonst im Pflanzenreich. So wie im Aufbau des Vegetationskörpers überhaupt, zeigt sich auch in der Fortpflanzung eine enorme Mannigfaltigkeit. Die ungeschlechtliche Fortpflanzung ist in allen Abtheilungen der Algen bekannt, die sexuelle bei vielen, welche theils den einfachsten, meist den hochentwickelten Formenkreisen angehören; in zahlreichen Fällen ist ein Generationswechsel zwischen neutralen und sexuellen Generationen vorhanden.

Die ungeschlechtliche Fortpflanzung wird entweder durch unbewegliche oder durch bewegliche, schwimmende Sporen vermittelt. Unbewegliche neutrale Fortpflanzungszellen finden sich sowohl bei den sehr einfach gebauten Rivularieen, wie bei den meist hochentwickelten Florideen (hier gewöhnlich als sogen. Tetrasporen). — Die beweglichen Fortpflanzungszellen, Schwärmsporen, Zoosporen (auch Gonidien) sind zumal bei denjenigen Abtheilungen verbreitet, deren Chlorophyll nicht durch andere Farbstoffe verdeckt ist (Chlorosporen, Conferven). Sie entstehen durch Contraction des Protoplasmakörpers bestimmter Zellen (nicht selten unter Theilung desselben), der sich zu einer Primordialzelle verjüngt und aus einer Oeffnung der Mutterzellhaut oder nach Auflösung derselben in das umgebende Wasser übertritt, wo sich nun die nackte Schwärmspore einige Minuten, Stunden, selbst Tage lang rotirend und zugleich fortschreitend bewegt, bis sie zur Ruhe kommend sich irgendwo festsetzt und keimt. An jeder Schwärmzelle erkennt man ein vorderes, hyalines, meist zugespitztes Ende, welches bei der fortschreitenden Bewegung vorangeht, und ein hinteres, mehr dickes, gerundetes, mit Chlorophyll versehenes Ende. Die beide Enden ver-

bindende Linie ist die Wachsthumsaxe der Schwärmspore und des daraus hervorgehenden Keimes; kommt die Schwärmspore nämlich zur Ruhe, so setzt sie sich mit dem hyalinen (vorderen) Ende fest, bildet hier ein hyalines, oft verzweigtes Haftorgan (Rhizoid), während das gefärbte, bei der Bewegung hintere Ende nun zum freien Scheitel der Keimpflanze wird. Die rotirend fortschreitende Bewegung wird durch feine, schwingende Fäden, die Cilien, vermittelt, welche zuweilen in sehr grosser Zahl bei geringer Länge die ganze Oberfläche des Schwärmers sammtartig bedecken (Vaucheria), zuweilen einen Kranz um den hyalinen Theil bilden (Oedogonieen), meist aber zu zweien am Vorderrande befestigt und dann sehr lang sind; zuweilen werden Schwärmsporen von zweierlei Grösse (Macro- und Microgonidien) gebildet, was vielleicht auf noch unbekannte Geschlechtsverhältnisse hindeutet.

Die sexuelle Fortpflanzung wird auf sehr verschiedene Weise eingeleitet; vor Allem können die Geschlechtszellen einander gleichartig oder ungleichartig sein; im ersten Falle nennt man die sexuelle Fortpflanzung Conjugation oder Paarung, im zweiten Befruchtung. — Die Conjugation findet bei Ulothrix[1], Chlamydococcus, Pandorina und wahrscheinlich auch bei anderen Volvocineen durch Verschmelzung je zweier freischwimmender Zellen statt, die gewöhnlichen Schwärmsporen durchaus gleichen; bei der Conjugation der Conjugaten und Diatomeen dagegen sind die conjugirenden Zellen unbeweglich; sie werden zuweilen als Primordialzellen ausgestossen und vereinigen sich im Freien, meist aber tritt eine Verwachsung der betreffenden Zellen durch ihre Häute ein, und von den Inhalten, die sich zu Primordialzellen verjüngen, tritt der eine zum anderen über, um dort, umgeben von der Zellhaut derselben, mit ihm zu verschmelzen. Das Verschmelzungsproduct umgiebt sich mit einer festen Zellhaut und wird Zygospore genannt; sie keimt gewöhnlich erst nach längerer Ruhezeit. — Die Befruchtung im engeren Sinne wird (abgesehen von den Florideen) durch Oogonien und Antheridien eingeleitet. Oogonien sind Zellen, in welchen die weiblichen Befruchtungskugeln, Oosphären (Eier) entstehen; die Antheridien sind Zellen oder Zellencomplexe, welche die männlichen Befruchtungskörper, Spermatozoiden, erzeugen. Die Eier (Oosphären) entstehen bei den Fucaceen zu mehreren in einem Oogonium, aus welchem sie vor der Befruchtung ausgestossen werden; bei den anderen aber bildet sich der ganze Inhalt des Oogoniums zu einem Eikörper um, indem er sich contrahirt, von der Zellwand ablöst und eine Primordialzelle constituirt. Diese bleibt in der Haut des Oogoniums unbeweglich liegen und erwartet hier die Ankunft der Spermatozoiden, die durch eine vorher in der Oogoniumhaut entstandene Oeffnung eintreten und mit der Oosphäre verschmelzen. Der der Oeffnung zugekehrte Theil derselben ist hyalin und nimmt die Spermatozoiden auf, zuweilen wird ein hyaliner Schleimklumpen von dem Vorderende der Oosphäre vor der Befruchtung aus dem Oogonium ausgestossen. Die Spermatozoiden der nicht zu den Florideen gehörigen Algen sind den Schwärmsporen ähnlich, nur meist viel kleiner als diese und mit einem rothen Körperchen versehen; sie schwärmen aus den Antheridien aus, und einzelne gelangen endlich zu den Oosphären, in denen sie verschwinden. Die Oosphären sind meist viele hundert, selbst mehre tausend Mal grösser als die

1) Cramer, botan. Zeitg. 1871, p. 76 (vergl. unten Volvocineen).

Spermatozoiden. — Von den anderen Kryptogamen sind die Algen dadurch verschieden, dass ihre Spermatozoiden niemals schraubige dünne Fäden darstellen, sondern kurz und wenigstens hinten gerundet sind.

Die geschlechtliche Fortpflanzung der Florideen weicht weit ab von der der meisten anderen Algen, nur die Abtheilung der Nemalieen bildet den Uebergang zu den Coleochaeten. Die Antheridien der Florideen erzeugen ungeheure Mengen kleiner Spermatozoiden, welche keine active Bewegungen haben, aber vom Wasser fortgespült werden, bis endlich eines oder das andere an einer Trichogyne hängen bleibt und seinen Inhalt in diese entleert; als Trichogyne bezeichnet man nämlich einen langen, dünnen, haarähnlichen, hyalinen Schlauch, welcher als Empfängnissorgan dient und aus einem Gebilde hervorsprosst, das Trichophor genannt wird; dieser ist ein meist mehrzelliger Körper, an oder neben welchem sich die Folgen der Befruchtung bemerklich machen, indem neben und unter ihm Zellenfäden oder Gewebemassen hervorsprossen, welche den Fruchtkörper, das Cystocarp, bilden; erst in diesem entstehen später die Sporen; bei einer Gattung (Dudresnaya) ist der Vorgang noch complicirter, insofern aus dem Trichophor zunächst Schläuche hervorsprossen, welche erst nach ihrer Conjugation mit den Endzellen anderer Zweige die Bildung der Cystocarpien vermitteln.

Bei den anderen Algen ist das Resultat der Befruchtung zunächst die Bildung einer Zellhaut um die Oosphäre, die dadurch zur Oospore wird. Diese ist bei den Fucaceen sofort keimungsfähig, sonst aber keimt sie erst nach einer längeren Ruhepause, gleich den meisten Zygosporen. Das Product der Oospore ist bei den Fucaceen eine neue Pflanze von anscheinend ähnlicher Art, wie die Mutterpflanze, bei den Oedogonieen dagegen erzeugt sie mehrere Schwärmsporen, deren jede einen neuen Zellenfaden, woraus hier die Pflanze besteht, bildet; bei den Coleochaeten entwickelt sich in der Oospore nach der Ruhezeit ein Gewebekörper, dessen Zellen ebenfalls ihre Inhalte als Zoosporen entlassen.

Für die Lebensweise der Algen ist, ausser den specifischen Temperaturbedürfnissen, die Coincidenz zweier Bedingungen entscheidend und maassgebend, das Wasser und die Beleuchtung. Die meisten Algen sind untergetauchte Wasserpflanzen, oder wenn sie es nicht sind, so bedürfen sie des tropfbaren Wassers doch für bestimmte Entwickelungsvorgänge, besonders zur Fortpflanzung; zuweilen werden gewisse Lebenserscheinungen davon bedingt, dass nach erfolgtem Austrocknen der Zellen eine neue Ueberfluthung mit Wasser erfolgt. — Das Licht ist für die Algen eine allgemeine Lebensbedingung, insofern sie sämmtlich auf selbständige Assimilation angewiesen sind; hier wie überall im Pflanzenreich wird diese durch das Chlorophyll vermittelt, welches mit Hülfe des Lichts Kohlensäure zersetzt und Sauerstoff abscheidet. Die Algen sind daher niemals echte Schmarotzer, obgleich sie häufig auf der Oberfläche anderer Pflanzen wohnen. Hierdurch ist zugleich das einzige Mittel zu einer scharfen, aber künstlichen Abgrenzung der Algen und Pilze gegeben; von der chlorophyllhaltigen Abtheilung der Siphoneen unter den Algen findet zu den chlorophyllfreien, schmarotzenden Phycomyceten unter den Pilzen ein so stetiger Uebergang in den morphologischen Verhältnissen statt, dass man ohne das Merkmal der Färbung die Siphoneen und Phycomyceten in eine Gruppe zusammenziehen müsste, womit aber zugleich die Grenze von Algen und Pilzen überhaupt aufgehoben wäre; thatsächlich besteht, wie eben aus dem Gesagten folgt, eine solche Grenze auch nicht; aber für die Verständigung ist

es wünschenswerth, eine conventionelle (künstliche) Grenze zu haben, und diese wird in unserem Falle am besten durch die Gegenwart des Chlorophylls gezogen: alle Algen sind chlorophyllhaltig, daher selbständig assimilirend, alle Pilze sind chlorophyllfrei, daher Schmarotzer oder von organischen Zersetzungsproducten lebend, in ihrer Ernährung also auch vom Licht allgemein unabhängig. — Das Chlorophyll der Algen ist häufig durch die Gegenwart anders gefärbter Stoffe für das Auge verdeckt. Die Nostocaceen erscheinen trotz ihres Chlorophylls doch bläulich-grün oder spangrün, weil sie ausserdem einen in Wasser löslichen Farbstoff enthalten, der im durchfallenden Licht schön blau, im auffallenden (durch Fluorescenz) blutroth erscheint; neben beiden findet sich noch ein dritter gelber Farbstoff in geringer Menge, der auch neben Chlorophyll die Färbung der Diatomeen bedingt; bei den Fucaceen ist das unzweifelhaft vorhandene Chlorophyll nach Millardet durch jenen gelben und einen rothbraunen Stoff verdeckt; die Florideen erscheinen schön rosenroth, violett oder in ähnliehen Färbungen, weil ihrem Chlorophyll ein rother, in kaltem Wasser löslicher Farbstoff in so grosser Menge beigemengt ist, dass die grüne Färbung des Chlorophylls erst nach Extraction desselben zum Vorschein kommt. Diese farbigen Beimengungen sind auffallender Weise bei grossen, morphologisch charakterisirten Gruppen constant.

Die Systematik der Algen ist gegenwärtig in einer tiefgehenden Umwälzung begriffen; die älteren Eintheilungen der Classe in grössere Gruppen und Familien sind durch die neueren Forschungen (von Thuret, Pringsheim, De Bary, Nägeli u. a.) zum grossen Theil als unrichtig dargethan, aber diese letzteren reichen noch nicht hin, ein neues in sich geschlossenes System der Algen, den jetzigen Ansprüchen der Wissenschaft entsprechend, aufzubauen. Die Entdeckung des Generationswechsels und Polymorphismus in manchen Abtheilungen lässt die Annahme gerechtfertigt erscheinen, dass gewisse bisher nicht genau gekannte Formen blosse Entwickelungszustände unbekannter Formenkreise sein könnten, während sie bisher für eigene Gattungen und Arten gehalten wurden. Dieser Sachverhalt erklärt es, wenn ich im Folgenden nicht sowohl eine systematische Uebersicht, als vielmehr eine Auswahl typischer Formen vorführe, um welche sich die übrigen gruppiren.

Die Nostochinen[1]) im weitesten Sinne des Worts bilden fadenförmige oder perlschnurartige, meist einfache, selten verzweigte Zellreihen; die Fäden sind frei (Oscillatoria) oder in gallertartige Scheiden eingeschlossen, durch Verschmelzung dieser oft in grössere Colonieen vereinigt, die entweder rundliche oder hautartig krause Massen bilden (Nostoc). Die Fäden verlängern sich durch Längenwachsthum und Quertheilung ihrer Zellen; nur bei Sirosiphon und einigen Verwandten finden auch Längstheilungen statt, wodurch die Fäden mehrreihig werden. Die der Theilung fähigen Zellen enthalten ein homogenes oder körniges Protoplasma von blaugrüner oder grünbrauner Färbung, die aus einer Mischung von Chlorophyllfarbstoff mit dem oben genannten blauen und einem gelben Farbstoff besteht. — Bei Oscillatoria und Verwandten sind alle Zellen eines Fadens einander gleich, der Faden selbst cylindrisch, die Zellen erscheinen als kurze Querscheiben. Bei den anderen Gattungen sind die Fäden meist perlschnurförmig, die Zellen sphärisch oder ellipsoidisch und von zweierlei Form; die Mehrzahl derselben ist grün, theilungsfähig, sie heissen Gliederzellen; dazwischen kommen in grösseren Abständen oder am Ende des Fadens farblose, oft grössere nicht theilungsfähige Zellen, die Grenzzellen, vor. Die Nostochinen leben im Wasser oder noch häufiger auf feuchter Erde, Rinde, feuchten Felsen und Mauern, wo sie gallertartige Anflüge, Ueberzüge, Klumpen u. dgl. bilden. — Die Fortpflanzung ist nur bei einzelnen Gat-

1) De Bary in Flora 1863, p. 553 ff. — Thuret observat. sur la reprod. de quelques Nostochines: mém. de la société imp. des sc. naturelles de Cherbourg. T. V. Août 1857.

tungen dieser Abtheilung bekannt. — **Nostoc** besteht im entwickelten Zustand aus vielfach durch einander gewundenen perlschnurartigen Fäden, welche einer zähen Gallerte eingebettet und so zu Colonieen von specifisch bestimmter Form vereinigt sind. Neue Colonieen werden nach Thuret folgendermaassen gebildet; die Gallert der alten wird im Wasser erweicht, die zwischen den Grenzzellen gelegenen Fadenstücke lösen sich von letzteren los, treten aus der Gallert hervor und strecken sich gerade, während die Grenzzellen in der Gallert liegen bleiben. In's Wasser ausgetreten, machen die alten Fadenstücke Bewegungen, wie die Oscillarien, und wahrscheinlich wird durch solche ihr Austritt bewirkt[1]. Die rundlichen Gliederzellen der Fadenstücke wachsen nun quer, d. h. senkrecht zur Fadenaxe und werden scheibenförmig, worauf sie sich theilen, die Theilungsebene parallel der Axe des alten Fadens, der nun aus einer Reihe kurzer Fäden besteht, deren Wachsthumsaxe senkrecht auf der seinigen ist. Die zahlreichen so entstandenen Fäden fahren fort sich zu verlängern und ihre Zellenzahl zu vergrössern; dabei krümmen sie sich, legen sich mit ihren Endzellen an die der beiden nächst benachbarten Reihen und vereinigen sich somit sämmtlich zu einem einzigen gewundenen Nostocfaden; einzelne anscheinend ordnungslos liegende Zellen desselben werden zu Grenzzellen; unterdessen entwickelt sich auch die Gallerthülle des neuen Fadens; durch fortdauernde Massenzunahme der Gallert und Theilungen der Gliederzellen erreicht der anfangs mikroskopisch kleine Körper die Grösse einer wälschen Nuss und mehr. — Die Entwickelungsgeschichte der **Rivularien** wurde von De Bary beobachtet. R. angulosa bildet grünlichbraune, weiche Gallertstöcke, welche in stehenden Gewässern theils frei schwimmend, theils angewachsen vorkommen; in jenem Falle kugelig, in diesem halbkugelig; die kleinsten etwa $1/2$ Mill., die grössten etwa nussgross. Im Inneren finden sich zahlreiche radial gestellte Fäden; diese sind perlschnurartig aus rundlichen Zellen gebildet, die am peripherischen Ende jedes Fadens aber in ein gegliedertes hyalines Haar auslaufen, während am centralen Ende des Fadens eine Grenzzelle (Basilarzelle) liegt, so dass jeder Faden etwa einer Reitpeitsche zu vergleichen wäre; das zugespitzte Ende des Fadens wächst nicht, weiter abwärts bis zur Basilarzelle nimmt das Längenwachsthum und dem entsprechend die Zahl der Quertheilungen zu. — Die Fruchtbildung tritt bei den meisten Fäden einer Colonie nahezu gleichzeitig ein, indem sich die unmittelbar über der Basilarzelle liegende Gliederzelle zu einer Dauerspore ausbildet; sie wird dicker und dabei 10—14 mal so lang als dick bei cylindrischer Form und abgerundeten Enden; sie stellt nun, so zu sagen, den Stiel des peitschenförmigen Fadens dar; ihr Inhalt wird dichter, durch zahlreiche Körnchen verdunkelt, ohne indessen die blaugrüne Färbung zu verlieren: sie umgiebt sich mit einer derben, festen Membran (Scheide). Mit Beginn des Winters gingen die cultivirten Pflanzen zu Grunde, nur die Sporen sammt ihren Scheiden blieben erhalten; sie fingen im Januar an zu keimen. Die cylindrische Zelle theilt sich dabei zunächst in 4, 6, 8, 12 kürzere cylindrische Zellen; darauf wiederholt sich in sämmtlichen Zellen die Zweitheilung durch mehrere Generationen, bis der Faden, der so aus der Spore entsteht, 120 bis 150 Zellen zählt; schon vorher beginnen die Zellen sich abzurunden, der Faden wird perlschnurförmig; bei seiner Verlängerung zerreisst der Zellfaden die Hülle der Spore, er hebt den oberen Theil derselben als Kappe empor, das untere Ende des Fadens bleibt in

---

1) Derartige bewegliche Nostocfäden sah Janczewski in die jungen Spaltöffnungen der Thallusunterseite von Anthoceros laevis eindringen, wo sie sich zu rundlichen Knäueln weiter entwickeln. Solche Nostoccolonieen sind in Höhlungen und im Gewebe verschiedener Lebermoose seit langer Zeit bekannt (bei Blasia, Pellia, Diplolaena, Aneura, Riccia), aber meist für endogene Brutknospen derselben gehalten worden, bis Janczewsky ihre wahre Bedeutung nachwies. Auch in den porösen grossen Zellen der Sphagnumblätter siedelt sich Nostoc an. Auf andere Weise wird das Eindringen von Scytonemeen in das Stammparenchym einer dicotylen Pflanze, der Gunnera nach Reinke, vermittelt; die selbst von Parenchymschichten bedeckten tiefer liegenden Parenchymzellen des Stammumfanges sind mit den Algencolonieen dicht erfüllt. (Botan. Zeitung 1872, p. 59 und p. 74).

der Scheide. Der Faden nimmt bei seiner Verlängerung an Breite ab. Hat er die doppelte Länge der Scheide erreicht, so kriecht er aus derselben hervor, die Endzellen spitzen sich zu. Darauf zerfällt der Faden in fünf bis sieben Stücke von ungefähr gleicher Länge und Zellenzahl; die Stücke schieben sich dicht neben einander hin, bis sie ein Bündel oder Büschel bilden; dabei beginnt jedes Stück sich in einen peitschenförmigen Rivulariafaden umzuwandeln; die eine Endzelle wird zur Basilarzelle, am andern Ende des Fadens verlängern sich die Zellen zu einem gegliederten Haar. — Es kommen verschiedene Abweichungen von diesen normalen Vorgängen nicht selten vor. — Der aus einer Spore hervorgehende Fadenbüschel stellt nun einen jungen Rivularienstock dar, dessen Fäden bereits in Gallert eingelagert sind. Die Vermehrung der Fäden eines jungen heranwachsenden Stockes geschieht durch scheinbare Verzweigung, d. h. eine der unteren Gliedzellen wird zu einer neuen Basilarzelle, das zwischen ihr und der alten Basilarzelle liegende Fadenstück bildet sich zu einem selbständigen Faden aus, der sich neben dem Mutterfaden hinschiebt. — Bezüglich der Färbung, der Wohnörter und Lebensweise, wie in der Neigung, gallertartige Hüllen zu bilden, stimmen die Chroococcaceen mit den Nostocaceen überein; der Unterschied liegt darin, dass ihre Zellen nicht in Fäden vereinigt sind; bei Synechococcus, Gloeothece und Aphanothece verlängern und theilen sich die Zellen aller Generationen in derselben Richtung und würden, wenn sie nicht aus einander wichen, Fäden bilden; bei Merismopoedia theilen sich die Zellgenerationen abwechselnd in zwei Richtungen, wodurch flache, einschichtige Täfelchen gebildet werden; bei Chroococcus, Gloeocapsa und Aphanocapsa geschieht die Theilung abwechselnd in drei Richtungen des Raumes, wodurch rundliche, endlich formlose Familien[1] entstehen (Fig. 151); die Schichtencomplexe der gallertartig erweichten Zellhäute der Mutterzelle umgeben die daraus hervorgehenden Tochterzellen mit ihren ebenfalls geschichteten Gallerthüllen und bilden so in einander geschachtelte Schichtensysteme. — Die für die Nostocaceen und Chroococcaceen angedeuteten Wachsthumsverhältnisse wiederholen sich übrigens im Wesentlichen bei einigen Gruppen anderer sehr einfacher Algen, deren Zellen reines Chlorophyll enthalten. — Die eigenthümlich blaugrüne bis bräunlichgrüne Färbung, welche die Nostacaceen mit den Chroococcaceen theilen, wird durch ein Gemisch von echtem Chlorophyll mit Phycoxanthin und Phycocyan hervorgebracht; das Phycocyan diffundirt aus todten oder zerrissenen Zellen heraus und erzeugt so z. B. die blauen Höfe um Herbariumexemplare von Oscillatorien (auf Papier); es giebt, aus zerriebenen Pflanzen mit kaltem Wasser extrahirt, eine im durchfallenden Licht schön blaue, im reflectirten blutrothe Lösung[2]. Werden die zerriebenen Pflanzen nach der Extraction des blauen Farbstoffs mit starkem Alkohol extrahirt, so gewinnt man eine grüne Lösung, die sich, wie Millardet und Kraus zeigten, in Chlorophyll und Phycoxanthin spalten lässt, wenn man eine grössere Quantität Benzin damit schüttelt; dieses nimmt das grüne Chlorophyll auf und bildet in der Ruhe eine obere Schicht, während die untere alkoholische Schicht das gelbe Phycoxanthin zurückbehält[3].

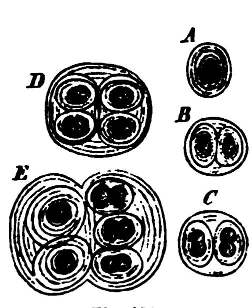


Fig. 151.

Die Hydrodictyeen sind eine kleine Algengruppe, zu welcher die Gattungen Hydrodictyon und Pediastrum unzweifelhaft, nach Pringsheim aber auch wahrscheinlich noch andere, deren Entwickelungskreis noch nicht bekannt ist, gehören. Ihre Zellen enthalten reines Chlorophyll und zeichnen sich dadurch aus, dass sie eine grosse Zahl von Schwärm-

1) Nägeli: Gattungen einzelliger Algen, und Braun: Verjüngung, p. 139.
2) Cohn im Archiv f. mikrosk. Anatomie von Schultze, III, p. 12, und Askenasy in Bot. Zeitg. 1867, No. 29.
3) Millardet und Kraus in comptes rendus LXVI, p. 505.

sporen bilden, die sich, zur Ruhe kommend, zu einer Familie vereinigen; diese ist bei den Pediastren tafelförmig, bei Hydrodictyon bildet sie ein weitmaschiges, sackartiges Netz. Ausserdem erzeugen sie kleinere Schwärmzellen, die eine lange Ruheperiode durchmachen und durch ihre weitere Entwickelung einen Generationswechsel bedingen. Aus den Forschungen A. Braun's[1]) und Pringsheim's[2]) ergiebt sich folgender Entwickelungsgang für Hydrodictyon utriculatum, welches in stagnirendem oder langsam fliessendem süssem Wasser lebt. Im erwachsenen Zustand ist das Thallom dieser Pflanze ein sackartiges Netz von mehreren Zoll Länge, die einzelnen nur mit ihren Enden verwachsenen, vier- bis sechseckige Maschen bildenden Zellen sind cylindrisch und einige Linien lang; alle Zellen eines Netzes sind Schwesterzellen, die aus einer Mutterzelle sich gleichzeitig bilden. Die erwachsenen Zellen haben eine feste derbe Haut, die mit einem chlorophyllgrünen, dicken Protoplasmabeleg ausgekleidet ist und Zellsaft einschliesst. Bei der Fructification zerfällt der grüne Protoplasmasack in einigen Zellen des Netzes in grössere nackte Tochterzellen, deren Zahl 7000—20000 beträgt, in anderen Zellen aber in kleinere zu 30000 bis 100000. Nur die ersteren bilden wieder sofort neue Netze, indem sie sich zunächst etwa $1/2$ Stunde innerhalb der Mutterzelle zitternd bewegen und dann ein Tochternetz bilden, welches durch Auflosung der Mutterzellhaut frei wird und unter günstigen Verhältnissen in drei bis vier Wochen seine volle Grösse erreicht, indem die einzelnen Zellen um das Vier- bis Fünfhundertfache sich verlängern. — Die kleineren Schwärmzellen dagegen verlassen die Mutterzelle und zerstreuen sich, sie bewegen sich oft drei Stunden lang. Sie sind oval und am hyalinen Ende mit zwei langen Cilien besetzt. Zur Ruhe gelangt, werden sie kugelig und umgeben sich mit einer festen Haut. In diesem Zustand können sie monatelang austrocknen, wenn sie vor Licht geschützt sind. Nach mehrmonatlicher Ruhe beginnen diese Kugeln langsam zu wachsen; es entsteht in dem grünen Protoplasma eine Vacuole. Anfangs $1/100$ bis $1/120$ Mill. gross, erreichen sie so $1/40$ Mill. Ihr Inhalt zerfällt darauf durch succedane Theilung in zwei bis vier Portionen, deren jede eine grosse Schwärmspore darstellt. Nach einigen Minuten in Ruhe übergehend, gestaltet sich jede dieser grossen Schwärmsporen zu einer eigenthümlichen polyëdrischen Zelle, deren Ecken in lange, hornartige Fortsätze auswachsen. Diese Polyëder wachsen noch bedeutend heran, ihr Protoplasma wird wandständig und umgiebt einen grossen Saftraum; jenes zerfällt endlich wieder in Schwärmzellen, welche sich zwanzig bis vierzig Minuten wimmelnd innerhalb der als Sack austretenden inneren Hautschicht des Polyëders bewegen, dann zur Ruhe kommend, ein Netz in Form eines Hohlsackes bilden. Diese aus den Polyëdern gebildeten Netze bestehen nur aus zweihundert bis dreihundert Zellen, verhalten sich aber sonst den oben beschriebenen Netzen gleich. In manchen Polyëdern werden kleinere und zahlreichere Schwärmer gebildet, aber auch diese treten zu einem Netz zusammen.

Die Volvocineen[3]) sind während ihrer ganzen Vegetationszeit, nur unterbrochen durch besondere Ruhezustände, beständig in schwärmender Bewegung begriffen, die hier wie bei den meisten Schwärmsporen, durch zwei Cilien vermittelt wird. Von letzteren unterscheiden sie sich jedoch dadurch, dass die vereinzelt lebenden (Chlamydomonas, Chlamydococcus) oder in eckigtafelförmige (Gonium) oder in sphärische (Volvox, Stephanosphaera, Pandorina) Familien vereinigten Zellen, während ihrer Bewegung von einer Zellstoffhaut umgeben sind, durch welche die Cilien frei in's Wasser hinausragen, um durch ihre

---

1) A. Braun, Verjüngung, p. 146.

2) Pringsheim in Monatsber. der königl. Akad. der Wiss. Berlin 1860, 13. Decbr.

3) Cohn: Ueber Bau und Fortpflanzung von von Volvox globator in Berichte über die Verh. der schlesischen Ges. für vaterländ. Cultur 1856 (auch Comptes rendus T. 43, 1. Dec. 1856 und Ann. des sc. nat. 1857, p. 323). — Cohn: Ueber Chlamydococcus und Chlamydomonas, Ber. der schles. Ges. 1856. — Cohn u. Wichura: Ueber Stephanosphaera pluvialis: Nova Acta Acad. nat. curios. Vol. 26, p. 1. — Pringsheim: Ueber Paarung der Schwärmsporen in Monatsber. der Berliner Akad. Oktober 1869. — De Bary, bot. Zeitg. 1858, Beilage p. 73.

Schwingungen die rotirende und fortschreitende Bewegung der einzelnen Zelle odeı ganzen Familie zu vermitteln. Diese hyaline Zellstoffhülle liegt der grünen Primordial entweder dicht an (Chlamydomonas), oder sie ist von ihr durch einen farblosen R (Wasser?) getrennt, durch welchen von dieser zu jener feine Protoplasmafäden hinü laufen; so bei Stephanosphaera (Fig. 155 *VII*). Als Beispiel für die Entwickelungsgeschi wähle ich Stephanosphaera pluvialis (nach Cohn und Wichura in Leopold. Akad. Vol. X P. I). Diese Alge findet sich hin und wieder im Regenwasser, in Vertiefungen von gröss Steinen. Auf der Höhe ihrer Entwickelung ist die Stephanosphaera (Fig. 155 *X, XI*) hyaline Kugel, in welcher, senkrecht auf ihrem Aequator stehend, acht (oder mehr) chl phyllgrüne Primordialzellen liegen; diese sind spindelförmig (Fig. 155 *XI*), an beiden E mit verzweigten Protoplasmafäden der Kugelperipherie angeheftet. Diese aus einer Mu zelle hervorgegangenen Schwesterzellen bilden eine Familie, welche um die senkrech dem Zellenkranz stehende Axe rotirt. Aus jeder Zelle einer solchen Familie bildet sicl lange die Vegetationsbedingungen (Licht, Wärme, Wasser) günstig sind, eine neue Fam diess beginnt am Abend und wird während der Nacht vollendet. Jede Zelle theilt sich und nach in zwei, vier, acht Zellen, die eine achttheilige Scheibe darstellen und ihre C

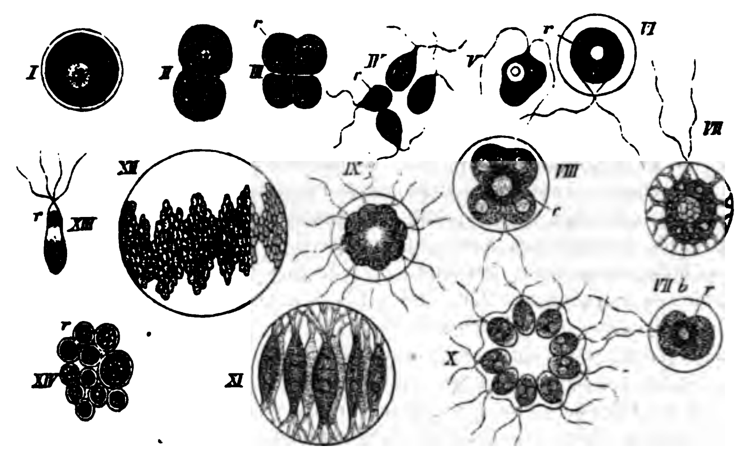


Fig. 155. Stephanosphaera pluvialis (nach Cohn und Wichura); s. den Text.

entwickeln. Jede solche neue Scheibe bildet ihre anfangs anliegende, später sich abr dende Hülle, und so findet man zu gewisser Zeit acht junge Familien, die innerhalb ił Mutterzelle kreisend sich bewegen, bis sie durch Zerreissung derselben frei werden. diese Weise werden mehrere Generationen beweglicher Familien nach einander gebil Die Reihe dieser Generationen wird bisweilen unterbrochen durch die Bildung von Mil gonidien, d. h. kleinen Schwärmsporen, welche, aus vielfacher Theilung der Primord zellen einer Familie hervorgehend, sich völlig isoliren, mit vier Flimmercilien sich schw mend zerstreuen und dann, jede einzeln, unter Ausscheidung einer Haut, in runde Dau zellen übergehen, deren Schicksal noch unbekannt ist (Fig. 155 *XII, XIII, XIV*). — Die R der schwärmenden Familien-Generationen wird endlich beendigt durch die Bildung ruh der Zellen; die einzelnen Primordialzellen der letzten Familien verlieren ihre Cilien, j umgiebt sich mit einer derben, dicht anliegenden Zellhaut; sie gleichen dann den Pr coccuszellen, ähnlich wie die Dauerzellen, welche aus den kleinen Schwärmern von Hyd dictyon hervorgehen; sie häufen sich am Grunde des Wassers an und wachsen daselbs grösseren grünen Kugeln heran (Fig. 155 *I*), deren Farbe im ausgewachsenen Zustan Roth übergeht; erst wenn diese Dauerzellen eine Zeit lang trocken gelegen haben, sind im Stande, durch Ueberfluthung mit Wasser abermals bewegliche Generationen zu

wickeln; der Inhalt theilt sich in zwei, vier (zuweilen acht) Portionen, die nach Auflösung der Haut als Schwärmzellen mit zwei Cilien sich fortbewegen (Fig. 155 *II, III, IV*). Im Laufe des Tages umgeben sie sich mit einer sich abhebenden Zellhaut, und in diesem Zustand gleichen die einzelligen Schwärmer (*V, VI, VII*) denen der Gattung Chlamydococcus. Nach einigen Stunden theilt sich jeder dieser Schwärmer in zwei, vier, acht Tochterzellen, welche, in einer Ebene liegend, eine gemeinsame Zellhaut ausscheiden und jede für sich zwei Cilien entwickeln: dann trennen sie sich von einander, bleiben aber in der gemeinsamen, sich nun abhebenden, sich kugelig rundenden Haut eingeschlossen; nach Auflösung der Mutterzellhaut wird so die neue bewegliche Familie frei (*VIIb, VIII, IX, X*); diese wächst nun im Laufe des Tages heran und bildet dann Nachts acht neue bewegliche Familien — Nachdem Cohn und Carter schon früher bei einigen Volvocineen (Volvox und Eudorina) Erscheinungen wahrgenommen, die auf einen Sexualact hindeuten, hat Pringsheim in neuester Zeit einen solchen bei Pandorina morum, einer der gemeinsten Volvocineen, mit Bestimmtheit nachgewiesen. Die sechszehn Zellen einer Familie von Pandorina sind dicht zusammengedrängt, von einer dünnen Gallerthülle umgeben, aus welcher die langen Cilien hervorragen. Die ungeschlechtliche Vermehrung erfolgt durch Bildung einer neuen 16zelligen Familie in jeder Zelle der Mutterfamilie; die 16 Tochterfamilien werden durch Auflösung der Gallerthülle der Mutter frei. Die geschlechtliche Fortpflanzung wird in ähnlicher, wenn auch etwas abweichender Art eingeleitet; die jungen Familien aber erweichen ihre Gallerthülle, wodurch die einzelnen jungen Zellen frei werden und jede für sich mit ihren beiden Cilien schwärmen; diese freien Schwärmsporen sind von sehr verschieden abgestuften Grössen, am Hinterende gerundet und grün, vorn, wo sie die beiden Cilien tragen, spitz, hyalin und mit einem rothen Körperchen versehen. In dem Gewimmel dieser Schwärmer sieht man nun solche, die sich einander paarweise nähern, sich gleichsam suchen; sie berühren sich zusammentreffend mit ihren Spitzen, verschmelzen zu einem anfangs biscuitförmigen Körper, der sich nach und nach zu einer Kugel zusammenzieht; in dieser sieht man noch die beiden Körperchen, die hyaline Stelle ist verhältnissmassig gross und beide Cilienpaare noch vorhanden: jene wie diese aber verschwinden bald. Diese Vorgänge dauern einige Minuten. Die aus der Paarung entstandene grüne Kugel ist eine Oospore, welche erst nach längerer Ruhezeit keimt. Werden die eingetrockneten, roth gewordenen Oosporen in Wasser gebracht, so beginnt die Entwickelung nach 24 Stunden; das Exosporium bricht, wie bei Hydrodictyon, auf, eine innere Haut quillt als Bauchsack hervor und entlässt den protoplasmatischen Inhalt in Form einer Schwärmspore (seltener nach Theilung in zwei oder drei solche). Diese aus der Oospore hervorgegangenen Schwärmer umgeben sich nun mit einer Gallerthülle, zerfallen durch succedane Theilung in 16 Primordialzellen und bilden so neue Pandorina-Familien.

Die Conjugaten[1], eine an Gattungen und Arten reiche Gruppe, sind dadurch ausgezeichnet, dass neben der blossen Vermehrung der Zellen durch Zweitheilung auch eine Fortpflanzung durch Zygosporen stattfindet; Schwärmsporen werden nicht gebildet. Bei der einen Abtheilung, welche die Mesocarpeen und die Zygnemeen umfasst, bleiben die Zellen vereinigt und bilden lange unverzweigte Fäden, deren Zellen cylindrisch geformt sind und nur gelegentlich da, wo sie einen festen Körper berühren, seitliche wurzelartige Auszweigungen als Haftorgane erzeugen. Bei den Desmidieen bestehen die ausgewachsenen Zellen meist aus zwei symmetrischen, oft durch eine Einschnürung getrennten Hälften; die Theilung findet in dieser Einschnürung oder überhaupt symmetrisch statt, worauf jede Hälfte sich zu einer vollen Zelle ergänzt. Die äusseren Umrisse dieser Zellen sind sehr mannigfaltig: da ihre Theilungen immer parallel derselben Ebene erfolgen, wie bei den vorigen, so bilden sie, wenn die Zellen an einander haften, fadenförmige Reihen; häufig aber zerfallen sie und leben einzeln. Gerade die Vergleichung der einzelligen Desmidieen mit den fadenförmig angeordneten und den Zygnemeen zeigt deutlich, dass es ein Moment von unter-

---

1) A. De Bary, Untersuchungen über die Familie der Conjugaten. Leipzig 1858.

geordneter Wichtigkeit ist, ob Zellen einzeln oder verbunden leben, sobald sie un einander gleichartig sind. Jede einzelne Zelle von Spirogyra stellt ebensogut Individuum dar, wie eine isolirte Zelle von Closterium u. s. w.

Die Zellen der Conjugaten sind durch die mannigfaltige Configuration und schöne Glie rung ihres Chlorophyllkörpers ausgezeichnet, er tritt in wandständigen Bändern (Spirogy axilen Platten (Mesocarpus), paarigen strahligen Körpern (Zygnema), oder sternförmig an ordneten Platten (Closterium) u. s. w. auf. — Die Zygosporen sind immer Dauerzellen, erst nach langer Ruhe, selbst erst im nächsten Jahre keimen. — Die Bildung der Zy sporen erfolgt bei den Zygnemeen unter starker Contraction des Protoplasmakörpers in bei Fig. 6 im § 3 angegebenen Weise, wenn auch mit manchen Modificationen bei den v schiedenen Gattungen; bei den Mesocarpeen vereinigen sich die Copulationsausstülpun der Fadenzellen ähnlich wie dort, aber die Zygospore wird dadurch gebildet, dass die Copulationscanal angehäufte Inhaltsmasse nach beiden Seiten hin durch Theilungswä von den Mutterzellen sich abgrenzt, das so individualisirte Mittelstück des Copulationsap rates ist die Zygospore. Bei den Desmidieen wird die Zygospore ähnlich wie bei den Zyg meen erzeugt, sie entwickelt entweder eine Keimzelle oder zwei bis vier, deren jede in z gleiche, theilungsfähige Tochterzellen zerfällt.

Die Gattung Spirogyra (als Beispiel für die Zygnemeen) ist bereits in § 3 des ers Buches mehrfach erwähnt und abgebildet worden; die hier beigefügte Fig. 156 wird h reichen, mit Fig. 5, Fig. 6, Fig. 15 zusammen eine Vorstellung von dem Entwickelun gange der Pflanzen zu geben.

Unter den Desmidieen wähle ich als näher zu betrachtendes Beispiel Cosmarium B trytis (nach De Bary l. c.). Die Zellen leben vereinzelt und sind durch eine tiefe Einschn rung symmetrisch halbirt (Fig. 157 *X*), dabei senkrecht auf die Einschnürungsebene z sammengedrückt (*I*, *a*); in jeder Zellhälfte sind zwei Amylonkörner und acht Chlorophy platten vorhanden, welche bogig und paarweise convergirend von zwei Vereinigungsstell aus nach der Wand verlaufen. — Die Vermehrung der Zellen durch Theilung wird dadur eingeleitet, dass die engste Zelle der Einschnürung sich etwas verlängert, wobei die äusse dickere Hautschicht durch einen Kreisring sich öffnet; dadurch erscheinen die beiden Hälfte der Zelle auseinandergerückt, durch einen kurzen Canal verbunden, dessen Haut eine Fort setzung der Innenhautschicht der Zellhälften ist; bald erscheint in dem Verbindungsstüc eine Querwand, wodurch die Zelle in zwei Tochterzellen getheilt wird, deren jede ein Hälfte der Mutterzelle ist. Die Querwand, anfangs einfach, spaltet sich in zwei Lamellen welche sich sofort gegen einander vorwölben (*IX*, *h*), jede Tochterzelle besitzt nun eine kleinen, gewölbten Auswuchs, der allmählich hervorwächst und die Form einer Zellhälfte an nimmt, so dass nun jede Tochterzelle wieder aus zwei symmetrischen Stücken besteht (*X* während die Wandung dieses Wachsthum erfährt, wächst auch der Chlorophyllkörper de alten Hälfte in die neu sich bildende Hälfte der Zelle hinein. Die beiden Amylonkörpe der alten Zellhälfte verlängern sich, schnüren sich ein, theilen sich je in zwei Körner, vo den vier Körnern treten zwei in die zuwachsende Hälfte hinüber, und alle vier ordnen sic dann wieder in der früheren symmetrischen Weise an. — Die Copulation findet zwische paarweise, in gekreuzter Stellung (in weicher Gallerte eingeschlossen) liegenden Zelle statt (*I*). Jede der beiden Zellen treibt gegen die andere aus ihrer Mitte einen Copulations fortsatz (*I*, *c*), der sich mit dem anderen berührt; die Copulationsfortsätze sind von eine zarten Haut umgeben, welche die Innenschicht der Zelle fortsetzt, deren derbe Aussen schicht geplatzt ist (*I*, *c*). Beide Fortsätze schwellen zu einer halbkugeligen Blase an, ein ander berührend, bis die sie trennende Wand verschwindet, die Inhalte vereinigen sic in dem so gebildeten weiten Canal; der Protoplasmakörper löst sich überall von der Zell haut ab und zieht sich sphärisch zusammen. Der vereinigte Protoplasmakörper erschein von einer zarten gallertartigen Haut umgeben (*II*, *f*), neben ihm liegen die entleerten Zell häute (*II*, *e*, *b*). Die Zygospore rundet sich nun zu einer Kugel, ihre Haut bildet währen des Reifens drei Schichten, eine äussere und innere farblose Zellstoffschicht und eine mitt

lere, festere braune. Diese schalige Haut wächst nun an mehreren Puncten in stachelartige Fortsätze aus, die anfangs hohl, später solid werden, und deren jeder am Ende noch einige kleinere Zähne erzeugt (*III*). Die Stärkekörner der copulirten Zellen verwandeln sich in der Zygospore in Fett. — Die Keimung beginnt, indem die farblose Innenhaut aus einem breiten Riss der äusseren Schalen hervortritt (*IV*) und zunächst als zartwandige Kugel liegen

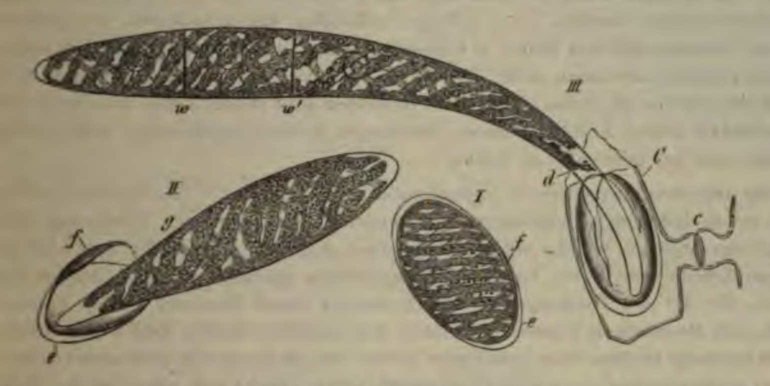


Fig. 156. Keimung von Spirogyra jugalis (nach Pringsheim in Flora 1852 Nr. 30); *I* ruhende Zygospore, *II* beginnende Keimung derselben, *III* weiter entwickelte Keimpflanze aus einer Zygospore, die in der Fadenzelle *C* eingeschlossen war, an welcher noch der Copulationsapparat zu sehen ist. — *e* äussere Zellstoffhaut der Spore, *f* gelblichbraune Hautschicht, *g* die dritte innerste Hautschicht der Spore, welche den Keimschlauch bildet. — *ww'* die ersten Querwände des Keimschlauchs, dessen hinteres Ende (*d*) in einen schmalen Fortsatz auswächst.



Fig. 157. Cosmarium Botrytis (nach De Bary l. c.); *I—III* 390mal, *IV—X* 190mal vergrössert.

bleibt, die an Grösse die Zygospore selbst bedeutend übertrifft. Im Inhalt dieser Kugel (*V*) erkennt man zwei Chlorophyllmassen umgeben von fetthaltigem Protoplasma, sie waren schon vor ihrem Austritt aus der Sporenhaut erkennbar. Der sich contrahirende Inhalt umgiebt sich nun mit einer neuen Haut (*V*), von welcher sich die ältere als zarte Blase abhebt. Nach einiger Zeit schnürt sich der Protoplasmakörper durch eine Ringfurche ein und zerfällt in zwei Halbkugeln, deren jede einen der beiden Chlorophyllkörper enthält (*VI*). Jede Halbkugel bleibt zunächst nackt und schnürt sich abermals ein, diessmal jedoch schreitet die Einschnürung nicht bis zur Mitte, der Körper ändert noch sonst seine Form und jede

Hälfte der Keimzelle erscheint nun als eine symmetrisch halbirte Cosmariumzelle (VII, d sich mit einer eigenen Haut umgiebt; die Ebenen der Einschnürungen der beiden Kei zellen schneiden die Theilungsebene des Keimkörpers unter rechtem Winkel, sie sel stehen ebenfalls senkrecht auf einander; die beiden Keimzellen liegen daher gekreuzt der Mutterzelle. In jeder derselben ordnet sich nun der Inhalt in der oben beschrieben Weise; die Mutterzellhaut löst sich auf, die Keimzellen treten aus einander. Alle die Keimungsvorgänge werden in 1—2 Tagen vollendet. Die Keimzellen, deren Haut auss glatt ist, theilen sich nun in der gewohnten Weise, die neu zuwachsenden Hälften ab werden grösser und aussen rauh (VIII, IX, X); die vier Tochterzellen der zwei Keimzell sind dann also von zweierlei Form; zwei derselben sind gleichhälftig, zwei ungleichhälfti die letzteren liefern beständig durch Theilungen je eine gleichhälftige und eine ungleic hälftige, jene nur gleichhälftige Zellen. —

Die ungemein formenreiche Abtheilung der Diatomeen[1] (Bacillarieen) schliesst si wohl am nächsten den Desmidieen an; zunächst den Conjugaten überhaupt durch En wickelungsvorgänge, welche mit der Conjugation derselben übereinstimmen oder doch ei gewisse Aehnlichkeit damit haben, den Desmidieen speciell durch die Configuration ihr Zellen, die Art der Theilung und der Ergänzung durch Zuwachs an den Tochterzellen gleich den Desmidieen können die unter sich gleichwerthigen Zellen der Diatomeen i Fäden vereinigt bleiben oder ganz isolirt leben; die Neigung der Diatomeen, eine weich Gallert auszuscheiden, in welcher sie gesellig leben, findet sich schon bei den Desmidiee in ähnlicher Weise, wenn auch schwächer ausgesprochen; ebenso sind die Bewegungen de Diatomeen denen der Desmidieen nicht ganz fremd; auch die hier sehr starke Verkieselun der Zellhaut findet sich, wenn auch nur schwach angedeutet, schon bei Closterium un anderen Desmidieen; die feine Scutptur der Kieselschale findet ebenfalls, wenn auch i gröberen Formen, ein Analogon an der Zellhaut mancher Desmidieen. Neben den Conju gaten sind die Diatomeen die einzigen Algen, bei denen die Chlorophyllkörper in Form vo Platten und Bändern auftreten, allerdings mit dem Unterschied, dass hier auch Formen mi mehr körnerähnlicher Ausbildung vorkommen, und dass der grüne Farbstoff durch eine ledergelben, das Diatom (Phycoxanthin) in diesen Körpern ähnlich, wie in den Chlorophyll körnern der Fucaceen, verdeckt ist. — Eine der hervorragendsten Eigenthümlichkeiten de Diatomeen besteht darin, dass ihre verkieselte Zellhaut aus zwei gesonderten Hälften vo ungleichem Alter besteht, von denen die eine ältere wie ein Schachteldeckel auf die ander jüngere geschoben ist; bei beginnender Zelltheilung schieben sich diese Hälften von ein ander ab, und nach der Theilung des Inhalts in zwei Tochterzellen bildet jede derselbe eine neue Schale an ihrer Theilungsfläche, welche mit ihrem eingeschlagenen Rande (der Gürtelstück) in dem Gürtelstück der von der Mutterzelle herstammenden Schale steckt diese letztere greift wie ein Schachteldeckel über das neugebildete Hautstück; die beide neuen Hautstücke der beiden Tochterzellen liegen zunächst an einander. Da nach Pfitze ein Wachsthum der Kieselschalen, die übrigens etwas organische Substanz enthalten, nich stattfindet, so leuchtet ein, dass die neuen Zellen von Generation zu Generation imme kleiner werden; haben sie so ein gewisses Minimum der Grösse erreicht, so werden dan plötzlich wieder grosse Zellen, die Auxosporen, gebildet, indem der Inhalt der kleine Zellen die auseinanderfallenden Kieselschalen verlässt und sich entweder bloss durch Wachs thum oder durch Conjugation und Wachsthum vergrössert; worauf die Auxosporen sich mi neuen Schalen umgeben. Da die grossen Auxosporen etwas anders geformt sind, als ihr kleineren Mutterzellen und Urmutterzellen, so gehen aus ihrer Theilung nothwendig eben

---

1) Lüders: Ueber Organisation, Theilung und Copulation der Diatomeen; botan. Zeit 1862, No. 7 ff — Ueber den Farbstoff derselben handelt Millardet u. Kraus Comptes rendu T. LXVI, p. 505 und Askenasy, botan. Zeitg. 1869, p. 790. — Pfitzer im II. Heft der botan schen Abhandlungen, herausgeg. von Hanstein. Bonn 1871.

falls zunächst anders geformte, verschiedenhälftige Zellen hervor, ähnlich wie bei den Desmidieen (Fig. 157). — Die Entstehung der Auxosporen ist nur in wenigen Fällen genauer verfolgt; es scheint, dass dieselben in sehr verschiedener Weise entstehen, aus zwei oder einer Mutterzelle, einzeln oder zu zweien, mit und ohne Copulation; nur darin stimmen sie überein, dass sie an Grösse ihre Mutterzellen weit übertreffen. — Die Diatomeen finden sich in ungeheurer Zahl auf dem Grunde sowohl des Meeres, wie süsser Gewässer und den submersen Theilen anderer Pflanzen anhaftend. — Ausser der gewöhnlichen Protoplasmaströmung im Inneren zeigen sie eine kriechende Ortsbewegung, vermöge deren sie an festen Körpern hingleiten oder kleine Körnchern ihrer Umgebung an ihrer Oberfläche hinschieben; diess geschieht nur an einer Längslinie der Haut, in welcher Schultze Spalten oder Löcher vermuthet, durch die Protoplasma heraustritt; dieses, bis jetzt jedoch noch nicht direct gesehen, vermittelt wahrscheinlich die gleitende Bewegung.

Die Gattung Vaucheria[1]) betrachten wir etwas ausführlicher, als den am genauesten bekannten Repräsentanten einer grösseren Gruppe, der **Siphoneen**, die im Wachsthum ihres Thallus mit jener nahe verwandt sind, deren Fortpflanzung aber noch nicht hinreichend bekannt ist. Der Thallus der Vaucheria besteht aus einer einzigen, schlauch-

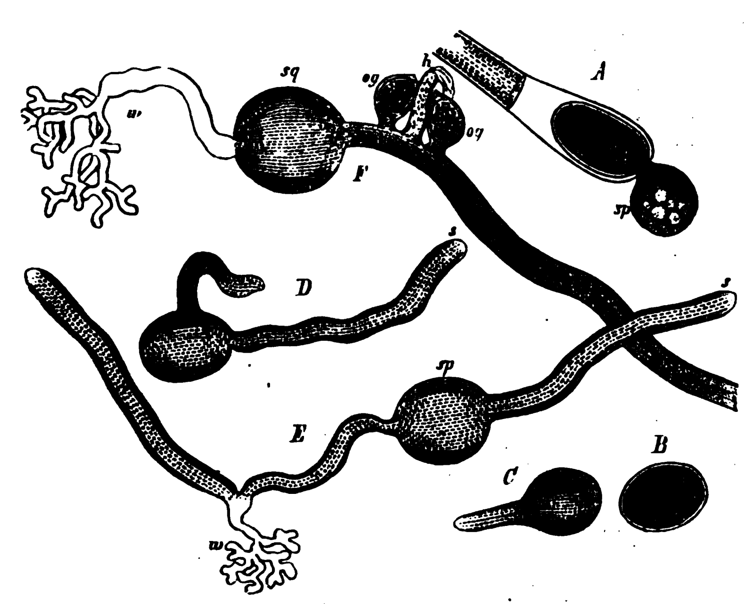


Fig. 158. Vaucheria sessilis (etwa 30mal vergr.).

förmigen, verschiedenartig verzweigten, oft mehrere Zoll bis Fuss langen Zelle, die keinen Zellkern enthält und sich auf feuchter schattiger Erde oder im Wasser entwickelt. Das festsitzende Ende derselben ist hyalin und kraus verzweigt, der freie Theil enthält innerhalb der dünnen Zellhaut eine an Chlorophyllkörnern und Oeltröpfchen reiche Protoplasmaschicht, die den grossen Saftraum umschliesst; dieser Theil des Thallus bildet einen oder mehrere Hauptäste, oder Stämme, welche unter ihrer fortwachsenden Spitze (s) sich verzweigen, nur bei V. tuberosa ist die Verzweigung auch dichotomisch; bei monopodialer Anlage bilden sich die Seitenzweige oft sympodial aus. — Abgesehen von der zufälligen

1) Pringsheim: Ueber Befruchtung und Keimung der Algen. Berlin 1855 und Jahrb. f. wiss. Bot. II, p. 470. — Schenk, Würzburger Verhandl. Bd. VIII, p. 235. — Walz, Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. V, p. 127. — Woronin, bot. Zeitg. 1869, No. 9 u. 10.

Vermehrung durch Abschnürung von Aesten oder Regeneration abgetrennter Thallusstück geschieht die Fortpflanzung durch ungeschlechtliche Sporen und durch geschlechtlich e zeugte Oosporen, und zwar so, dass aus den letzteren gewöhnlich eine lange Reihe v ungeschlechtlichen Generationen hervorgeht, bis endlich geschlechtliche Pflanzen (aus u geschlechtlichen Sporen) entstehen; letztere können aber neben Oosporen auch Spor bilden. — die Sporen können in sehr verschiedenen Formen, zwischen blosser Abschnüru eines Astes bis zur Zoosporenbildung, auftreten. Bei V. tuberosa schwellen seitliche (z weilen auch Gabel-) Aeste, unter Anfüllung mit Inhaltsmassen, bedeutend an, schnüren si an der Basis ab und treiben einen oder mehr Keimschläuche; bei V. geminata schwillt d Ende eines Astes oval an, der angehäufte Inhalt desselben wird durch eine Querwand al gegrenzt, er zieht sich zusammen und bildet eine eigene Haut; diese Sporen fallen nic aus, sie werden entweder frei durch Zersetzung der Sporangiumhaut oder fallen samn dem Sporangium ab; einige Tage nach ihrer Bildung treiben sie einen bis zwei Kein schläuche; die Sporen von V. hamata bilden sich auf gleiche Art, nach ihrer Ausbildung ab reisst das Sporangium an seiner Spitze, die Spore schlüpft mit einem Ruck heraus un bleibt dann ruhig liegen, um in der nächsten Nacht zu keimen. Bei mehreren andern Arte (V. sessilis, sericea, piloboloides) werden echte Zoosporen gebildet. Die Vorbereitunge dazu sind ähnlich wie im letzten Fall, aber der Inhalt des zum Zoosporangium angeschwol lenen Astes umgiebt sich nicht mit einer Haut, sondern contrahirt sich, im Innern eine ode einige Vacuolen zeigend, und tritt dann als nackte Zelle aus einem Riss an der Spitze de Astes hervor (Fig, 158 *A, sp*). Die ausgetretene Primordialzelle enthält zahlreiche Chlorophyllkörner, umgeben von einer Schicht farblosen Protoplasmas, auf welchem überall zarte, dicht gedrängte kurze Cilien sitzen. Das Schwingen derselben bewirkt eine Bewegung der grossen (bis $^1/_2$ Mill. langen) Zoospore um ihre lange Axe (sie ist ellipsoidisch), eine Bewegung, die aber zuweilen, z. B. bei V. sericea, nur $^1/_2$ bis $1^1/_2$ Minuten dauert. Die Rotation beginnt bei V. sessilis, wie ich bestimmt gesehen, schon während des Austretens aus dem Sporangium, und ist die Oeffnung desselben zu klein, so reisst die Zoospore in zwei Theile aus einander, beide runden sich ab, der äussere Theil schwimmt rotirend fort, der innere rotirt innerhalb des Sporangiums. Sobald die Zoosporen zur Ruhe kommen, verschwinden die Cilien, es wird eine Zellstoffhaut erzeugt (*B*). Die Bildung der Zoosporangien beginnt gewöhnlich in der Nacht, am Morgen treten die Sporen aus, ihre Keimung beginnt in der nächsten Nacht. Die Spore treibt entweder nur einen oder zwei Schläuche (*C, D*), oder sie bildet zugleich auf der andern Seite ein wurzelähnliches Haftorgan (*E, F* bei *w*). — Die geschlechtliche Fortpflanzung geschieht durch Oogonien (weibliche) und Antheridien männliche Zellen). Beide entstehen als zweigartige Ausstülpungen eines Astes oder Stammes (Fig. 159 *A, B*), zuweilen schon am Keimschlauch der Zoospore (Fig. 158 *F, og*). Alle Vaucherien sind monöcisch, beiderlei Geschlechtsorgane meist sehr nahe beisammen. Die Antheridien entstehen gewöhnlich[1]) durch Quertheilung eines Astes als Endzelle desselben, die kein oder sehr wenig Chlorophyll enthält (*B, a*); aus einem Theil des Protoplasma dieser Antheridiumzelle entstehen die zahlreichen Spermatozoiden, sehr kleine, längliche Körperchen mit zwei Cilien (*D*). Bei mehreren Arten sind die Antheridien hornartig gekrümmt (V. sessilis, geminata, terrestris), bei anderen sind es gerade (V. sericea) oder krumme Beutel (V. pachyderma). — Die Oogonien entstehen als dickere, mit Oel und Chlorophyll sich füllende Ausstülpungen (*og* in *A* und *B*) neben den Antheridien; sie schwellen (meist schief) eiförmig an, endlich wird der dichte Inhalt durch eine Querwand von der Basis des Astes abgegrenzt (*F* unter *osp*). Die grüne und körnige Masse sammelt sich im Centrum des Oogoniums, am Schnabel desselben häuft sich farbloses Protoplasma an, zieht sich von der Haut zurück; diese öffnet sich hier plötzlich, indem sie gallertartig aufquillt;

1) Bei der von Woronin entdeckten V. synandra (im Brackwasser lebend) entstehen 2 bis 7 Hörnchen (Antheridien) auf der eiförmigen grossen Endzelle eines zweizelligen Astes (Bot. Zeitg. 1869, No. 9 und 10).

in diesem Augenblicke verwandelt sich der Inhalt zur Befruchtungskugel, indem er sich zusammenzieht; bei manchen Arten, z. B. V. sessilis, wird dabei ein farbloser Protoplasma-Schleim?, Tropfen aus der Schnabelöffnung hervorgestossen (C, sl). Zur selben Zeit, wo das Oogonium sich öffnet, platzt auch das Antheridium und entlässt die Spermatozoiden; diese dringen durch die erweichte Gallert, an welcher sie sich ansammeln (E); ein und erreichen die Befruchtungskugel, vermischen sich mit dieser und verschwinden. Hiernach erscheint diese sofort scharf contourirt, bald erkennt man auch eine doppelt contourirte Haut; die Befruchtungskugel hat sich zur Oospore umgebildet; das Chlorophyll derselben färbt sich roth oder braunroth, die Haut verdickt sich und lässt gewöhnlich drei Schichten erkennen (Fig. 159 F, osp die Oospore im Oogonium). — Die Bildung der Oogonien und Antheridien beginnt Abends und wird am nächsten Vormittag vollendet, zwischen 10—4 Uhr am Tage erfolgt die Befruchtung.

In ihrem vegetativen Verhalten schliessen sich an die Vaucherien mehrere andere Gattungen an; zunächst Botrydium: die junge Pflanze ist (nach A. Braun, Verjüngung, p. 136) eine kugelige, protococcusartige Zelle, später tritt nach unten eine hyaline Ver-

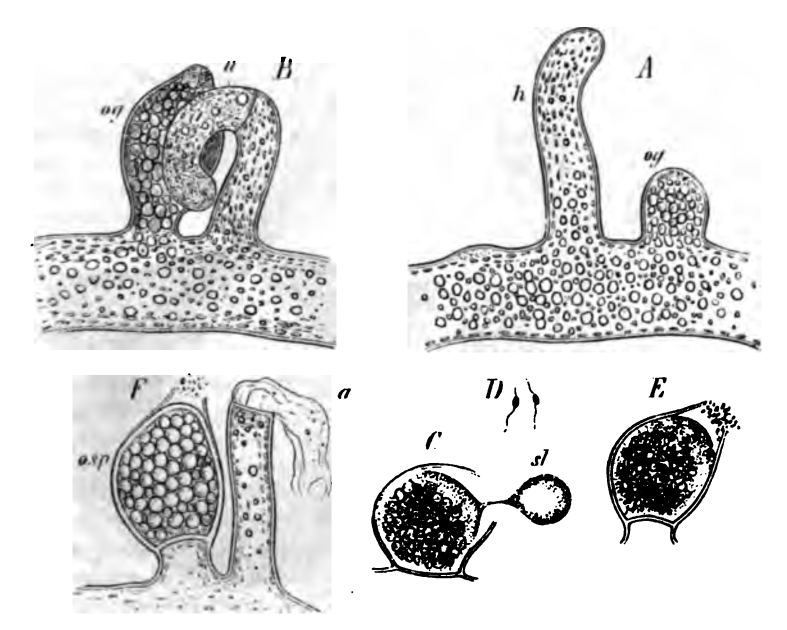


Fig. 159. Vaucheria sessilis; *A*, *B* Entstehung des Antheridiums *a* an dem Aste *h*, und des Oogoniums *og*; *C* geöffnetes Oogonium einen Schleimtropfen *sl* ausstossend, *D* Spermatozoiden. *E* Ansammlung derselben am Schnabel des Oogoniums; *F*: *a* Antheridium entleert, *osp* Oospore in dem Oogonium. – *A*, *B*, *E*, *F* nach der Natur, *C*, *D* nach Pringsheim.

längerung hervor, die, wurzelartig verzweigt, in die Erde eindringt, während der obere Theil zu einer eiförmigen Blase anschwillt, in welcher das Protoplasma einen Wandbeleg mit Chlorophyllkörnern bildet; aus diesem entstehen nach vollendetem Wachsthum zahlreiche Keimzellen, die dadurch frei werden, dass die Haut der Mutterzelle sich gallertartig auflockert, zusammensinkt und zerfliesst. Diess ist offenbar ein einfacheres Wachsthum als bei Vaucheria; eine höhere Stufe der Verzweigung als bei dieser findet sich bei der ebenfalls einzelligen Bryopsis; auch sie bildet nach einer Seite hin wurzelartige Haftorgane, nach der anderen vielfach verzweigte aufrechte Stämme (von mehreren Zoll Höhe) mit unbegrenztem Spitzenwachsthum; an ihnen bilden sich in zweizeiliger oder schraubiger Ordnung kleine Zweige mit begrenztem Spitzenwachsthum, welche den Stamm wie Blätter be-

kleiden, und nachdem sie sich von diesem abgeschlossen haben, abfallen; in ihnen bilden sich die zahlreichen beweglichen Keimzellen (A. Braun l. c.)[1]. Noch weiter geht die Gliederung einer einzigen grossen Zelle bei der Gattung Caulerpa; sie bildet kriechende, an der Spitze fortwachsende Stämme mit abwärts gehenden verzweigten Rhizoiden und aufgerichteten, laubblattähnlichen Zweigen.[2] — In wieder anderer Weise geschieht das Wachsthum eines einzelligen Thallus bei Acetabularia; hier hat die ein bis zwei Zoll hohe Pflanze die Form eines schlanken Hutpilzes, dessen Stiel unten ein Rhizoid bildet, oben einen Schirm trägt, der aus einer Scheibe dicht gedrängter Strahlen besteht, die ihrerseits radiale Aeste des Stieles sind; dieser schliesst oben nabelartig ab; auf der Basis der radialen Zweige, den Nabel umgebend, steht ein Kranz doldenförmig verzweigter, gegliederter Haare. In den Strahlen des Schirms entstehen die ungeschlechtlichen Sporen (der Zellsaft enthält Inulin). — Endlich soll hier noch die Udotea cyathiformis erwähnt werden; sie bildet einen

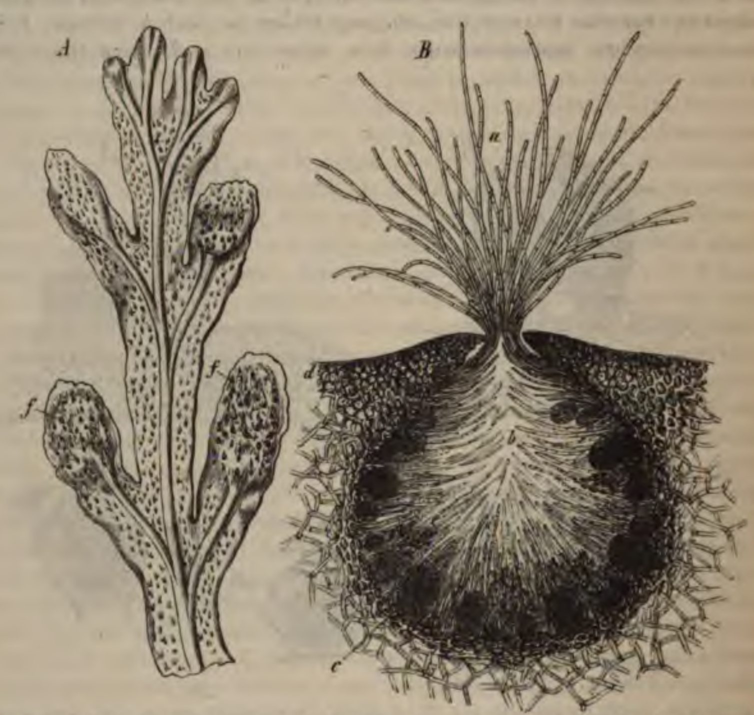


Fig. 160. Fucus platycarpus nach Thuret. *B* Ende eines grösseren Zweiges in natürl. Gr.; *ff* fertile Zweige; *B* Querschnitt eines Behälters; *d* umgebende Hautgewebe; *a* die aus der Mündung hervorragenden Haare, *b* innere Haare, *c* Oogonien, *e* Antheridien (vergl. Fig. 2).

gestielten, blattartigen Thallus, der Stiel $1/2$, dieser $1/2$—2 Zoll lang und breit, Dicke $1/100$—$5/100$ Linie. Dem äusseren Anschein nach besteht sie aus einem Zellgewebe, in Wirklichkeit aus einer regelmässigen Zusammenlagerung von verzweigten Schläuchen, die, zwei Rindenschichten und eine Markschicht bildend, sämmtlich Verzweigungen einer Zelle sind (Nägeli: neuere Algensysteme 177).

Die Fucaceen umfassen in der engen, von Thuret[3]) angenommenen Umgrenzung einige Gattungen grosser Meeresalgen, deren oft viele Fuss lange Thallome eine grünbraune Far-

1) Nägeli: Die neueren Algensysteme. Neuenburg 1867.
2) Zeitschrift für wiss. Bot. von Nägeli und Schleiden 1844. I. 134 ff.
3) G. Thuret in Ann. d. sc. nat. 1854. II. p. 197.

bung und knorpelige Consistenz haben; sie sitzen mit einer verzweigten Haftscheibe an Steinen u. dgl. fest. Am eingesenkten Scheitel fortwachsend verzweigen sich die Thallome dichotomisch, nicht selten ist auch die weitere Ausbildung schön gabelig, in anderen Fällen wird sie sympodial wie in Fig. 160. Die Verzweigungen liegen sämmtlich in einer Ebene, wenn man von späteren Verschiebungen absieht.

Das Gewebe besteht an der Oberfläche aus dichtgedrängten kleinen Zellen, im Inneren ist es lockerer, die gestreckten Zellen oft reihenweise in gegliederten Fäden angeordnet. Die Zellhäute bestehen hier oft aus zwei deutlich verschiedenen Lagen, einer inneren, dünnen, festen, derben Schicht, und einer äusseren gallertartigen, sehr quellungsfähigen, welche die Zwischenräume der Zellen erfüllt und als mehr oder minder structurlose »Intercellularsubstanz« erscheint; sie ist offenbar die Ursache der schlüpfrigen Beschaffenheit, welche die Fucaceen bei längerem Liegen in süssem Wasser annehmen. Der körnige Zellinhalt ist noch wenig erforscht, er erscheint meist braun, enthält aber Chlorophyll, welches durch andere Farbstoffe verdeckt ist; aus todten Pflanzen zieht kaltes süsses Wasser einen lederbraunen Stoff aus.[1] — Häufig weichen im Inneren umfangreiche Gewebemassen aus einander und bilden so lufterfüllte Höhlen, die nach aussen blasig aufgetrieben sind und als Schwimmblasen dienen. — Uebrigens ist meines Wissens der Thallus noch nicht hinreichend untersucht, zumal die äussere Gliederung nach morphologischen Gesichtspunkten noch wenig erforscht (vergl. Nägeli: Neuere Algensysteme).

Desto besser ist die geschlechtliche Fortpflanzung durch Thuret's und Pringsheim's Arbeiten bekannt. Die Antheridien und Oogonien entstehen in kugeligen Höhlungen (Conceptacula), die auf dem Ende längerer Gabeläste oder eigenthümlich gebildeter, seitlicher Sprosse dicht gedrängt und zahlreich erscheinen. Diese Behälter entstehen aber nicht im Inneren des Gewebes, sondern als Vertiefungen der Oberfläche, die von dem umliegenden Gewebe umwallt und so überwachsen werden, dass schliesslich nur eine enge, nach aussen mündende Oeffnung übrig bleibt; die die Höhlung auskleidende Zellschicht ist also eine Fortsetzung der äusseren Hautschicht des Thallus, und da aus ihr die Zellfäden hervorsprossen, welche die Antheridien und Oogonien erzeugen, so sind diese ihrem morphologischen Verhalten nach Trichome. Manche Arten sind monöcisch, d. h. beiderlei Geschlechtsorgane entwickeln sich in demselben Behälter, wie bei Fucus platycarpus (Fig. 160), andere sind diöcisch, indem die Behälter der einen Pflanze nur Oogonien, die der anderen Antheridien enthalten (Fucus vesiculosus, serratus, nodosus, Himanthalia lorea). Zwischen den Geschlechtsorganen entstehen zahlreiche Haare in den Conceptakeln, sie sind nicht verzweigt, lang, dünn, gegliedert, und ragen bei F. platycarpus aus der Mündung des Behälters büschelförmig hervor. Die Antheridien entstehen an verzweigten Haaren als seitliche Auszweigungen derselben; ein Antheridium besteht aus einer dünnwandigen, ovalen Zelle, deren Protoplasma in zahlreiche, kleine Spermatozoiden zerfällt; diese sind an einem Ende zugespitzt, mit je zwei Cilien versehen und beweglich; im Inneren enthalten sie einen rothen Punct. — Die Entstehung des Oogoniums beginnt mit der papillösen Auswölbung einer Wandungszelle des Behälters; die Papille wird durch eine Querwand abgegrenzt und

1) In einer neueren Arbeit zeigte Millardet (Comptes rendus de l'Acad. des sc. 1869, 22 février), dass man aus rasch getrockneten und pulverisirten Fucaceen mit Alkohol ein olivengrünes Extract erhält, welches mit seinem doppelten Volum Benzin geschüttelt und dann zur Ruhe gebracht, eine obere grüne Benzinschicht, das Chlorophyll enthaltend, liefert, während die untere alkoholische Schicht gelb ist und Phycoxanthin enthält; dünne Schnitte des Thallus mit Alkohol vollständig extrahirt, enthalten noch eine rothbraune Materie, welche in frischen Zellen den Chlorophyllkörnern inhärirt und durch kaltes Wasser ausgezogen werden kann, leichter wenn der getrocknete Fucus vorher pulverisirt wurde. Millardet nennt diesen rothbraunen Stoff Phycophaein. (Man vergl. ferner die interessante Abhandlung von Rosanoff: Observ. sur les fonctions et les propriétés des pigments de diverses Algues in Mém. de la société des sc. nat. de Cherbourg. T. XIII, 1867, und Askenasy in Bot. Zeitg. 1869, No. 47.)

theilt sich, indem sie in die Länge fortwächst, in zwei Zellen, eine untere, die Stielze und eine obere, die das Oogonium darstellt, indem sie kugelig oder ellipsoidisch anschw und sich mit dunkelfarbigem Protoplasma erfüllt. Dieser Protoplasmakörper des Oogoni bleibt bei einigen Gattungen (Pycnophycus, Himanthalia, Cystoseira, Halidrys) ungeth der ganze Inhalt des Oogoniums bildet also eine Eikugel; bei anderen (Pelvetia) theilt sich in zwei oder vier (Ozothallia vulgaris) oder acht (Fucus). — Die Befruchtung fin ausserhalb der Conceptakeln statt. Die Befruchtungskugeln (Eier) werden, umgeben einer inneren Haut des Oogoniums, entleert und treten durch die Oeffnung des Behäl nach aussen; ebenso lösen sich die Antheridien ab und sammeln sich vor dem Ostiol haufenweise an, wenn die fertilen Zweige ausser Wasser in feuchter Luft liegen; kommen dann wieder mit Meerwasser in Berührung, so öffnen sich die Antheridien und entlassen Spermatozoiden; die Eikugeln werden ebenso aus der sie noch umgebenden Hülle entlas die sich hierbei als aus zwei gesonderten Schichten bestehend erkennen lässt (Fig. 161 Die Spermatozoiden sammeln sich zahlreich um die Eier, hängen sich an ihnen fest, wenn ihre Zahl hinreichend gross, ihre Beweglichkeit energisch ist, so versetzen sie die sich träge, sehr grosse Eikugel in eine rotirende Bewegung, die etwa 1/2 Stunde dauert.

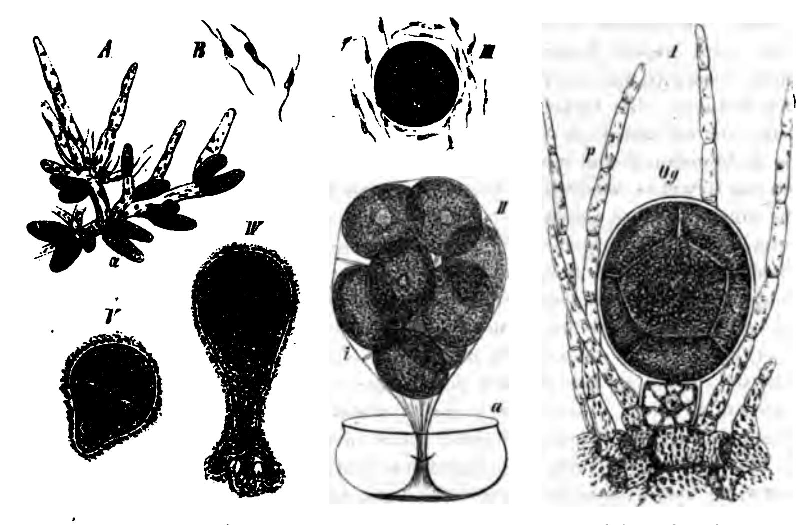


Fig. 161. Fucus vesiculosus nach Thuret. *A* ein mit Antheridien besetztes verzweigtes Haar, *B* Spermatozoid *I* ein Oogonium *og* nach der Theilung des Inhalts in acht Portionen (Eier), umgeben von einfachen Haare *II* beginnende Entleerung der Eikugeln; die Haut *a* ist geplatzt, die innere *i* bereit sich zu öffnen (beide zus men sind eine innere Schale der Oogonienhaut): *III* Eikugel umgeben von Spermatozoiden; *IV* u. *V* Keim der Oospore (*B* 330, alle übrigen 160mal vergr.).

Spermatozoiden in die Eikugel eindringen, lässt Thuret unentschieden; die Analogie den von Pringsheim beobachteten Vorgängen bei Vaucheria und Oedogonium lässt a wohl kaum daran zweifeln, dass eines oder einige ihre Substanz mit der der nackten Pro plasmakugel vermischen. Kurze Zeit nach jenen Vorgängen umgiebt sich die Oospore einer Zellhaut, sie setzt sich an irgend einem Körper fest und beginnt, ohne eine Ru periode durchzumachen, zu keimen, indem sie sich verlängernd zunächst eine Quertheil erleidet, auf welche nun zahlreiche andere Theilungen folgen; der so entstehende Gewe Körper treibt an der Berührungsstelle ein wurzelähnliches hyalines Haftorgan, während freie dicke Ende (Fig. 161 *IV*) den fortwachsenden Scheitel bildet. Die Entwickelung ei fertilen Thallus aus der Oospore ist noch nicht beobachtet, der ganze Formenkreis der ceen also noch nicht sicher festgestellt.

Die Oedogonieen[1] umfassen gegenwärtig nur die beiden Gattungen Oedogonium und Bulbochaete, deren nicht sehr zahlreiche Species in stagnirenden süssen Gewässern verbreitet, mit dem Haftorgan des unteren Endes festen Körpern, meist submersen Pflanzentheilen, angeheftet sind. Der Thallus besteht aus unverzweigten (Oedogonium) oder verzweigten Zellreihen (Bulbochaete), deren Glieder durch intercalares Wachsthum sich vermehren, während die Endzellen sich gern in hyaline Borsten verlängern. Das Längenwachsthum der cylindrischen Gliederzellen wird durch Bildung eines ringförmigen Zellstoffwulstes auf der Innenseite der Zelle, dicht unterhalb ihrer oberen Querwand, eingeleitet; die Haut reisst an dieser Stelle ringförmig quer ein, worauf der Zellstoffring sich ausdehnt und so der Zelle eine breite Querzone eingesetzt wird; der Vorgang wiederholt sich immer unmittelbar unterhalb des älteren, sehr kurzen oberen Zellstückes, so dass diese Stücke kleine Vorsprünge bildend, dem oberen Ende der betreffenden Zelle das Ansehen geben, als ob es aus über einander gestülpten Kappen bestände, während das untere Ende der betreffenden Zellen in einer langen Scheide (dem unteren alten Zellhautstück) zu stecken scheint. Dieser untere Theil einer sich verlängernden Zelle wird jedesmal durch eine Querwand von dem oberen, Kappen tragenden Stück abgegliedert (Fig. 17 in § 4). Bei Bulbochaete ist das Wachsthum sämmtlicher Sprosse, auch der ersten aus der Spore hervorgehenden, soweit es mit Zellvermehrung verbunden ist, auf die Theilung ihrer Basalzelle beschränkt, wobei die Zellen eines jeden Sprosses zugleich als Basalzellen des auf ihnen stehenden Seitensprosses zu betrachten sind. Die Zellen enthalten Chlorophyllkörner und Zellkerne in einem protoplasmatischen Wandbeleg. — Die Fortpflanzung der Oedogonieen geschieht durch ungeschlechtliche Schwärmsporen und durch geschlechtlich erzeugte Oosporen. Beide entstehen, gleich den befruchtenden Spermatozoiden, in den Gliederzellen der Fäden. Dabei findet ein Generationswechsel derart statt, das aus den längere Zeit ruhenden Oosporen sofort mehrere Schwärmsporen (meist vier) gebildet werden, welche ungeschlechtliche, d. h. schwärmsporenbildende Pflanzen erzeugen, aus denen abermals solche hervorgehen, bis die Reihe derselben durch eine Geschlechtsgeneration (mit Oosporenbildung) geschlossen wird; aber auch die Geschlechtspflanzen erzeugen nebenbei Schwärmsporen. Die Geschlechtspflanzen sind entweder monöcisch oder diöcisch; bei vielen Arten bildet die weibliche Pflanze besondere Schwärmsporen (Androsporen), aus denen sehr kleine männliche Pflanzen (Zwergmännchen) hervorgehen. — Es können mehrere Generationscyclen oder nur einer in einer Vegetationsperiode vollendet werden. — Die Schwärmspore entsteht in einer gewöhnlichen Gliederzelle (zuweilen schon in der ersten Zelle Fig. 162 *E*) durch Contraction des gesammten Protoplasmakörpers derselben; sie wird aus der Mutterzelle frei, indem die Haut durch einen Querriss in zwei sehr ungleiche Hälften (wie bei der Zelltheilung) aufklappt (Fig. 162 *A*; *B*, *E*). Sie ist anfangs noch von einer hyalinen Blase umgeben, die sie aber ebenfalls durchbricht. Die Schwärmspore ist unter ihrem hyalinen, beim Schwärmen vorderen Ende von einem Kranze zahlreicher Cilien umgeben. Dieses Ende ist in der Mutterzelle seitlich gelegen, und wird nach beendigter Bewegung zum unteren, anhaftenden Ende, welches in ein Rhizoid auswächst. Die Wachsthumsrichtung der neuen Pflanze steht also auf der der Mutterzelle senkrecht. — Die Spermatozoiden sind den Schwärmsporen sehr ähnlich gestaltet, aber viel kleiner als diese (Fig. 162 *D*, *z*), sie bewegen sich auch wie jene mit Hülfe eines Cilienkranzes. Die Mutterzellen der Spermatozoiden sind Gliederzellen, aber kürzer und weniger reich an Chlorophyll als die vegetativen Gliederzellen; sie liegen einzeln oder mehrere (bis zwölf) über einander im Faden. Bei den meisten Arten theilt sich jede solche Mutterzelle (Antheridiumzelle) in zwei gleiche Specialmutterzellen, deren jede ein Spermatozoid erzeugt; durch Aufklappen der Mutterzelle (ähnlich wie bei Zoosporen) werden sie entlassen (Fig. 161 *D*). Die Androsporen, aus denen die Zwergmännchen entstehen, werden aus ähnlichen Mutterzellen (ohne Bildung von Spezialmutterzellen), wie die Spermatozoiden, erzeugt; sie setzen sich nach dem Schwärmen

1) Pringsheim, Morphologie der Oedogonieen in Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. I.

auf einer bestimmten Stelle der weiblichen Pflanze, auf dem Oogonium oder neben diesei fest, um nach ihrer Keimung sofort die Antheridiumzellen und in diesen die Spermatozoidt zu erzeugen (Fig. 163 *A, B, m, m*). — Das **Oogonium** entwickelt sich immer aus d

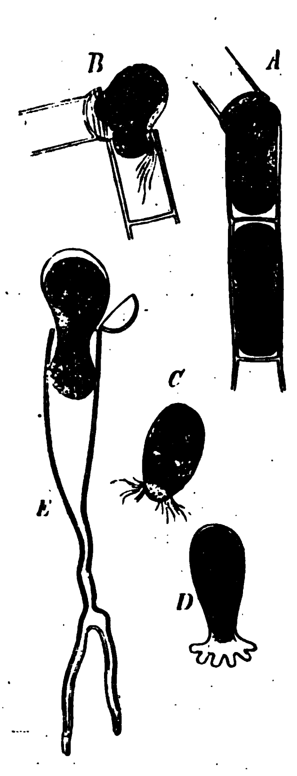
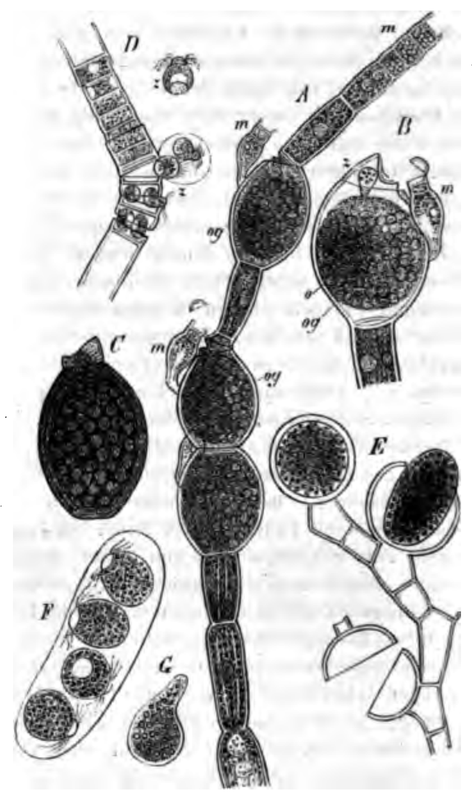


Fig. 162. Oedogonium. Entwickelung der Schwärmsporen (nach Pringsheim; 350mal vergr.). *A, B* aus einem älteren Faden entstehend; *C* freie Schwärmspore; Bewegung; *D* beginnende Keimung derselben; *E* eine Schwärmspore aus dem ganzen Inhalte eines Schwärmsporenkeimlings gebildet.



Fig, 163 ebenfalls nach Pringsheim. *A* Oedogonium ciliatum, mitt lerer Theil eines geschlechtlichen Fadens (250) mit Antheridiur *m* am oberen Ende, zwei befruchtete Oogonien *og*, nebst de Zwergmännchen *m*; *B* Oogonium von Oed. ciliatum im Augenblic der Befruchtung, *o* die Befruchtungskugel, *z* das Spermatozoid in Begriff einzudringen, *m* Zwergmännchen; *C* reife Oospore dersel ben Pflanze. — *D* Stück des männlichen Fadens von Oed. gemelli parum, *z* Spermatozoiden. — *E* Ast eines überwinterten Pflänz chens von Bulbochaete intermedia, oben mit einem die Spore noc enthaltenden und einem sie eben entlassenden Oogonium, unte entleertes Oogonium; *F* die vier Schwärmsporen aus einer Oospor entstanden; *G* zur Ruhe gekommene Schwärmsporen aus eine Oospore.

oberen Tochterzelle einer eben getheilten vegetativen Zelle des Fadens, indem jene gleicl nach der Theilung kugelig oder eiförmig anschwillt; bei Bulbochaete ist das Oogoniun immer die unterste Zelle eines Fruchtastes, was bei dem oben genannten Wachsthumsgesetze derselben die eben genannte Regel nicht aufhebt, insofern die Mutterzelle eines Astes zugleich als dessen Basalzelle fungirt; das Oogonium von Bulbochaete ist niemals die erste Zelle eines Astes, da diese immer als Borste sich ausbildet. Das Oogonium füllt sich zunächst stärker als die übrigen Zellen mit Inhaltsstoffen an; unmittelbar vor der Befruchtung zieht sich der Protoplasmakörper zusammen und bildet, ähnlich wie bei Vaucheria die Befruchtungskugel, in deren Innerem die Chlorophyllkörner dicht zusammengedräng sind; die der Oeffnung des Oogoniums zugekehrte Stelle der Kugel besteht bloss aus hyalinen

Protoplasma. Die Oeffnung des Oogoniums erfolgt auf verschiedene Weise; bei manchen Arten von Oedogonium und allen Bulbochaeten erhält die Haut desselben seitlich ein ovales Loch, aus welchem sich der farblose Theil der Oosphäre papillenartig hervordrängt, um das Spermatozoid in sich aufzunehmen. Bei einigen Oedogonien (Fig. 163 *A*, *B*) klappt dagegen die Oogonienzelle, ähnlich wie bei dem Entlassen der Schwärmsporen, auf, die sonst gerade Zellreihe des Fadens erscheint dann also an dieser Stelle gebrochen. An dem seitlichen Spalt tritt farbloser Schleim hervor; der sich unter den Augen des Beobachters zu einem offenen schnabelartigen Canal gestaltet (*B*, neben *z*), durch welchen das Spermatozoid eintritt; es vermischt sich mit dem hyalinen Theil des Protoplasmas der Eikugel, indem es zerfliesst. — Unmittelbar nach der Befruchtung umkleidet sich die Eikugel mit einer Haut, die sich später, gleich dem Inhalt, braun färbt; bei Bulbochaete wird der Inhalt der so gebildeten Oospore allein schön roth. Die Oospore bleibt in der Haut des Oogoniums eingeschlossen; dieses trennt sich von den Nachbarzellen des Fadens ab und sinkt zu Boden, wo die Oospore ihre Ruheperiode überdauert. — Wenn sie zu neuer Thätigkeit erwacht, so wächst sie nicht selbst zu einer neuen Pflanze aus, sondern ihr Inhalt theilt sich bei Bulbochaete, wo dieser Vorgang beobachtet ist, in vier Schwärmsporen, die sammt der inneren Oosporenhaut austreten und nach Auflösung derselben herumschwärmen; zur Ruhe gekommen, wächst jede zu einer Pflanze aus.

Die Coleochaeten[1] sind kleine (bis 1—2 Mill. grosse), aus verzweigten Zellreihen sich aufbauende chlorophyllgrüne Süsswasseralgen, welche in stehenden und langsam fliessenden Gewässern auf untergetauchten Pflanzentheilen (z. B. Equiseten) festsitzend, kreisrunde, dicht anliegende Scheiben oder polsterartige Stöcke bilden; ihr Chlorophyll nimmt die Form wandständiger Platten oder grösserer Klumpen an; den Namen Coleochaete (Scheidenhaar) verdankt die Gattung dem Umstande, dass gewisse Zellen des Thallus seitliche, in engen Scheiden steckende farblose Borstenhaare bilden (Fig. 164 *A*, *h*). — Vergleicht man die Wachsthumsverhältnisse der verschiedenen Arten, so zeigen sich zwei extreme Fälle, verbunden durch Uebergangsformen; das eine Extrem bildet C. divergens, die sich aus der Spore entwickelnd zunächst kriechende, unregelmässig verzweigte, gegliederte Fäden erzeugt, aus denen aufsteigende, ebenfalls unregelmässig verzweigte gegliederte Aeste entspringen; der ganze Thallus nimmt keine bestimmte Form an; bei C. pulvinata dagegen bildet er ein halbkugeliges Polster; die aus der Keimung hervorgehenden Zellfäden verzweigen sich in einer Ebene ziemlich unregelmässig, aber ungefähr eine Scheibe bildend;

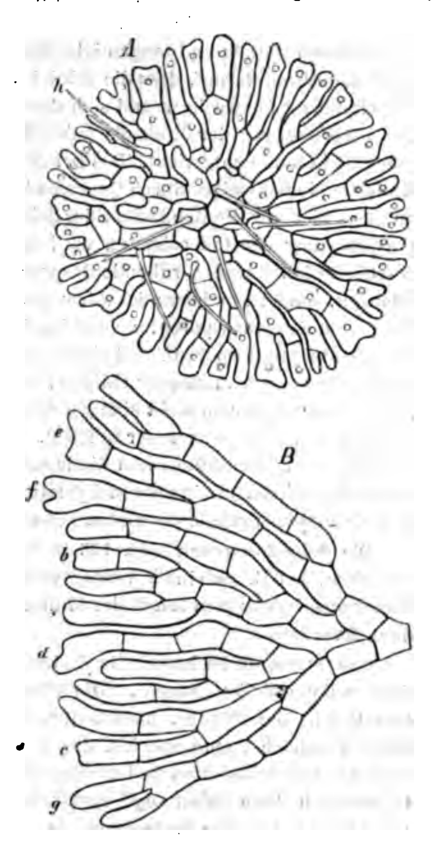


Fig. 164. *A* Coleochaete soluta, eine ungeschlechtliche Pflanze (250mal vergr.); *B* Stück einer solchen Scheibe. Die Buchstaben *a*—*g* zeigen die fortschreitende Dichotomie der Endzellen. (Nach Pringsheim.)

1) Pringsheim in Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. II, p. 1.

auf einer bestimmten Stelle der weiblichen Pflanze, auf dem Oogonium oder neben diese fest, um nach ihrer Keimung sofort die Antheridiumzellen und in diesen die Spermatozoid zu erzeugen (Fig. 163 *A, B, m, m*). — Das Oogonium entwickelt sich immer aus d

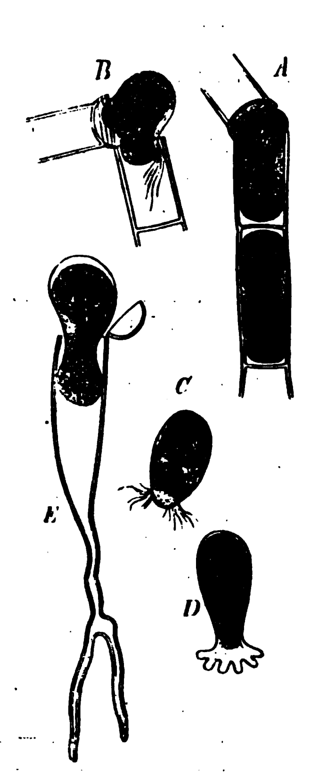


Fig. 162. Oedogonium. Entwickelung der Schwärmsporen (nach Pringsheim; 350mal vergr.). *A*, *B* aus einem älteren Faden entstehend; *C* freie Schwärmspore; Bewegung; *D* beginnende Keimung derselben; *E* eine Schwärmspore aus dem ganzen Inhalte eines Schwärmsporenkeimlings gebildet.

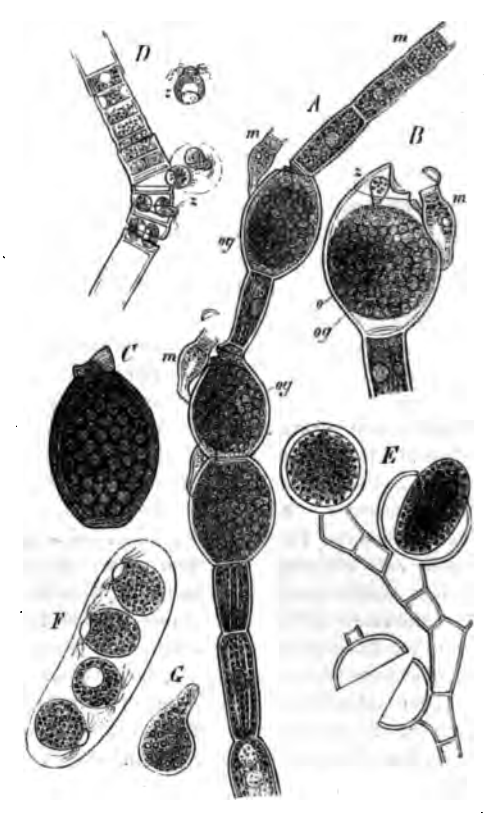


Fig. 163 ebenfalls nach Pringsheim. *A* Oedogonium ciliatum, mit lerer Theil eines geschlechtlichen Fadens (250) mit Antheridiu *m* am oberen Ende, zwei befruchtete Oogonien *og*, nebst de Zwergmännchen *m*; *B* Oogonium von Oed. ciliatum im Augenblic der Befruchtung, *o* die Befruchtungskugel, *z* das Spermatozoid i Begriff einzudringen, *m* Zwergmännchen; *C* reife Oospore dersel ben Pflanze. — *D* Stück des männlichen Fadens von Oed. gemelli parum, *z* Spermatozoiden. — *E* Ast eines überwinterten Pflänz chens von Bulbochaete intermedia, oben mit einem die Spore noc enthaltenden und einem sie eben entlassenden Oogonium, unte entleertes Oogonium; *F* die vier Schwärmsporen aus einer Oospor entstanden; *G* zur Ruhe gekommene Schwärmsporen aus eine Oospore.

oberen Tochterzelle einer eben getheilten vegetativen Zelle des Fadens, indem jene gleic nach der Theilung kugelig oder eiförmig anschwillt; bei Bulbochaete ist das Oogoniu immer die unterste Zelle eines Fruchtastes, was bei dem oben genannten Wachsthums gesetze derselben die eben genannte Regel nicht aufhebt, insofern die Mutterzelle eine Astes zugleich als dessen Basalzelle fungirt; das Oogonium von Bulbochaete ist niemals di erste Zelle eines Astes, da diese immer als Borste sich ausbildet. Das Oogonium füllt sic zunächst stärker als die übrigen Zellen mit Inhaltsstoffen an; unmittelbar vor der Befruch tung zieht sich der Protoplasmakörper zusammen und bildet, ähnlich wie bei Vaucheria die Befruchtungskugel, in deren Innerem die Chlorophyllkörner dicht zusammengedräng sind; die der Oeffnung des Oogoniums zugekehrte Stelle der Kugel besteht bloss aus hyaliner

Protoplasma. Die Oeffnung des Oogoniums erfolgt auf verschiedene Weise; bei manchen Arten von Oedogonium und allen Bulbochaeten erhält die Haut desselben seitlich ein ovales Loch, aus welchem sich der farblose Theil der Oosphäre papillenartig hervordrängt, um das Spermatozoid in sich aufzunehmen. Bei einigen Oedogonien (Fig. 163 *A*, *B*) klappt dagegen die Oogonienzelle, ähnlich wie bei dem Entlassen der Schwärmsporen, auf, die sonst gerade Zellreihe des Fadens erscheint dann also an dieser Stelle gebrochen. An dem seitlichen Spalt tritt farbloser Schleim hervor; der sich unter den Augen des Beobachters zu einem offenen schnabelartigen Canal gestaltet (*B*, neben *z*), durch welchen das Spermatozoid eintritt; es vermischt sich mit dem hyalinen Theil des Protoplasmas der Eikugel, indem es zerfliesst. — Unmittelbar nach der Befruchtung umkleidet sich die Eikugel mit einer Haut, die sich später, gleich dem Inhalt, braun färbt, bei Bulbochaete wird der Inhalt der so gebildeten Oospore allein schön roth. Die Oospore bleibt in der Haut des Oogoniums eingeschlossen: dieses trennt sich von den Nachbarzellen des Fadens ab und sinkt zu Boden, wo die Oospore ihre Ruheperiode überdauert. — Wenn sie zu neuer Thätigkeit erwacht, so wächst sie nicht selbst zu einer neuen Pflanze aus, sondern ihr Inhalt theilt sich bei Bulbochaete, wo dieser Vorgang beobachtet ist, in vier Schwärmsporen, die sammt der inneren Oosporenhaut austreten und nach Auflösung derselben herumschwärmen; zur Ruhe gekommen, wächst jede zu einer Pflanze aus.

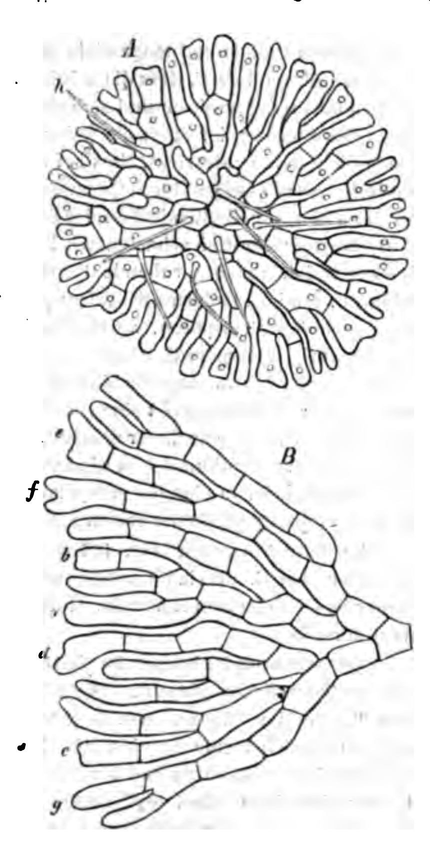


Fig. 164. *A* Coleochaete soluta, eine ungeschlechtliche Pflanze (250mal vergr.); *B* Stück einer solchen Scheibe. Die Buchstaben *a*–*g* zeigen die fortschreitende Dichotomie der Endzellen. (Nach Pringsheim.)

Die Coleochaeten[1] sind kleine (bis 1—2 Mill. grosse), aus verzweigten Zellreihen sich aufbauende chlorophyllgrüne Süsswasseralgen, welche in stehenden und langsam fliessenden Gewässern auf untergetauchten Pflanzentheilen (z. B. Equiseten) festsitzend, kreisrunde, dicht anliegende Scheiben oder polsterartige Stöcke bilden; ihr Chlorophyll nimmt die Form wandständiger Platten oder grösserer Klumpen an; den Namen Coleochaete (Scheidenhaar) verdankt die Gattung dem Umstande, dass gewisse Zellen des Thallus seitliche, in engen Scheiden steckende farblose Borstenhaare bilden (Fig. 164 *A*, *h*). — Vergleicht man die Wachsthumsverhältnisse der verschiedenen Arten, so zeigen sich zwei extreme Fälle, verbunden durch Uebergangsformen; das eine Extrem bildet C. divergens, die sich aus der Spore entwickelnd zunächst kriechende, unregelmässig verzweigte, gegliederte Fäden erzeugt, aus denen aufsteigende, ebenfalls unregelmässig verzweigte gegliederte Aeste entspringen; der ganze Thallus nimmt keine bestimmte Form an; bei C. pulvinata dagegen bildet er ein halbkugeliges Polster; die aus der Keimung hervorgehenden Zellfäden verzweigen sich in einer Ebene ziemlich unregelmässig, aber ungefähr eine Scheibe bildend;

1) Pringsheim in Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. II, p. 1.

auf einer bestimmten Stelle der weiblichen Pflanze, auf dem Oogonium oder neben diese fest, um nach ihrer Keimung sofort die Antheridiumzellen und in diesen die Spermatozoid zu erzeugen (Fig. 163 *A*, *B*, *m*, *m*). — Das **Oogonium** entwickelt sich immer aus d

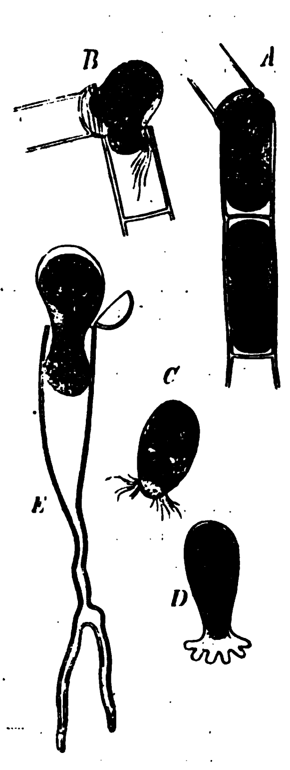


Fig. 162. Oedogonium. Entwickelung der Schwärmsporen (nach Pringsheim; 350mal vergr.). *A*, *B* aus einem älteren Faden entstehend; *C* freie Schwärmspore; Bewegung; *D* beginnende Keimung derselben; *E* eine Schwärmspore aus dem ganzen Inhalte eines Schwärmsporenkeimlings gebildet.

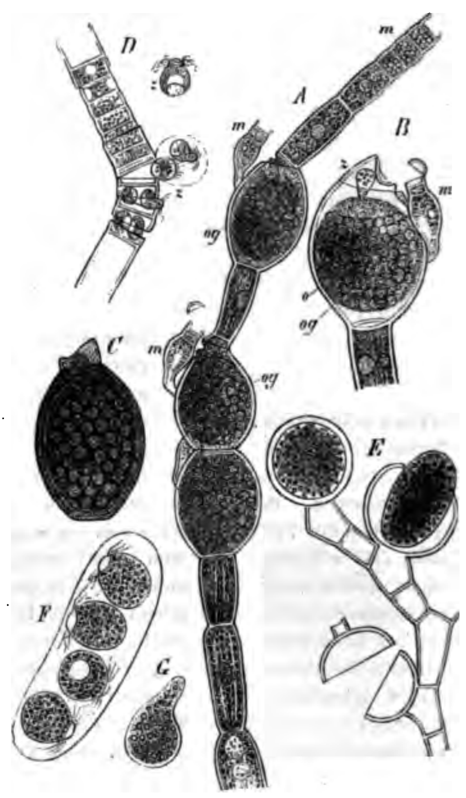


Fig. 163 ebenfalls nach Pringsheim. *A* Oedogonium ciliatum, mittlerer Theil eines geschlechtlichen Fadens (250) mit Antheridium *m* am oberen Ende, zwei befruchtete Oogonien *og*, nebst den Zwergmännchen *m*; *B* Oogonium von Oed. ciliatum im Augenblick der Befruchtung, *o* die Befruchtungskugel, *z* das Spermatozoid im Begriff einzudringen, *m* Zwergmännchen; *C* reife Oospore derselben Pflanze. — *D* Stück des männlichen Fadens von Oed. gemelliparum, *z* Spermatozoiden. — *E* Ast eines überwinterten Pflänzchens von Bulbochaete intermedia, oben mit einem die Spore noch enthaltenden und einem sie eben entlassenden Oogonium, unten entleertes Oogonium; *F* die vier Schwärmsporen aus einer Oospore entstanden; *G* zur Ruhe gekommene Schwärmsporen aus einer Oospore.

oberen Tochterzelle einer eben getheilten vegetativen Zelle des Fadens, indem jene gleich nach der Theilung kugelig oder eiförmig anschwillt; bei Bulbochaete ist das Oogonium immer die unterste Zelle eines Fruchtastes, was bei dem oben genannten Wachsthumsgesetze derselben die eben genannte Regel nicht aufhebt, insofern die Mutterzelle eines Astes zugleich als dessen Basalzelle fungirt; das Oogonium von Bulbochaete ist niemals die erste Zelle eines Astes, da diese immer als Borste sich ausbildet. Das Oogonium füllt sich zunächst stärker als die übrigen Zellen mit Inhaltsstoffen an; unmittelbar vor der Befruchtung zieht sich der Protoplasmakörper zusammen und bildet, ähnlich wie bei Vaucheria die Befruchtungskugel, in deren Innerem die Chlorophyllkörner dicht zusammengedrängt sind; die der Oeffnung des Oogoniums zugekehrte Stelle der Kugel besteht bloss aus hyalinem

Protoplasma. Die Oeffnung des Oogoniums erfolgt auf verschiedene Weise; bei manchen Arten von Oedogonium und allen Bulbochaeten erhält die Haut desselben seitlich ein ovales Loch, aus welchem sich der farblose Theil der Oosphäre papillenartig hervordrängt, um das Spermatozoid in sich aufzunehmen. Bei einigen Oedogonien (Fig. 163 *A*, *B*) klappt dagegen die Oogonienzelle, ähnlich wie bei dem Entlassen der Schwärmsporen, auf, die sonst gerade Zellreihe des Fadens erscheint dann also an dieser Stelle gebrochen. An dem seitlichen Spalt tritt farbloser Schleim hervor; der sich unter den Augen des Beobachters zu einem offenen schnabelartigen Canal gestaltet (*B*, neben *z*), durch welchen das Spermatozoid eintritt; es vermischt sich mit dem hyalinen Theil des Protoplasmas der Eikugel, indem es zerfliesst. — Unmittelbar nach der Befruchtung umkleidet sich die Eikugel mit einer Haut, die sich später, gleich dem Inhalt, braun färbt; bei Bulbochaete wird der Inhalt der so gebildeten Oospore allein schön roth. Die Oospore bleibt in der Haut des Oogoniums eingeschlossen; dieses trennt sich von den Nachbarzellen des Fadens ab und sinkt zu Boden, wo die Oospore ihre Ruheperiode überdauert. — Wenn sie zu neuer Thätigkeit erwacht, so wächst sie nicht selbst zu einer neuen Pflanze aus, sondern ihr Inhalt theilt sich bei Bulbochaete, wo dieser Vorgang beobachtet ist, in vier Schwärmsporen, die sammt der inneren Oosporenhaut austreten und nach Auflösung derselben herumschwärmen; zur Ruhe gekommen, wächst jede zu einer Pflanze aus.

Die Coleochaeten[1] sind kleine (bis 1—2 Mill. grosse), aus verzweigten Zellreihen sich aufbauende chlorophyllgrüne Süsswasseralgen, welche in stehenden und langsam fliessenden Gewässern auf untergetauchten Pflanzentheilen (z. B. Equiseten) festsitzend, kreisrunde, dicht anliegende Scheiben oder polsterartige Stöcke bilden; ihr Chlorophyll nimmt die Form wandständiger Platten oder grösserer Klumpen an; den Namen Coleochaete (Scheidenhaar) verdankt die Gattung dem Umstande, dass gewisse Zellen des Thallus seitliche, in engen Scheiden steckende farblose Borstenhaare bilden (Fig. 164 *A*, *h*). — Vergleicht man die Wachsthumsverhältnisse der verschiedenen Arten, so zeigen sich zwei extreme Fälle, verbunden durch Uebergangsformen; das eine Extrem bildet C. divergens, die sich aus der Spore entwickelnd zunächst kriechende, unregelmässig verzweigte, gegliederte Fäden erzeugt, aus denen aufsteigende, ebenfalls unregelmässig verzweigte gegliederte Aeste entspringen; der ganze Thallus nimmt keine bestimmte Form an; bei C. pulvinata dagegen bildet er ein halbkugeliges Polster; die aus der Keimung hervorgehenden Zellfäden verzweigen sich in einer Ebene ziemlich unregelmässig, aber ungefähr eine Scheibe bildend;

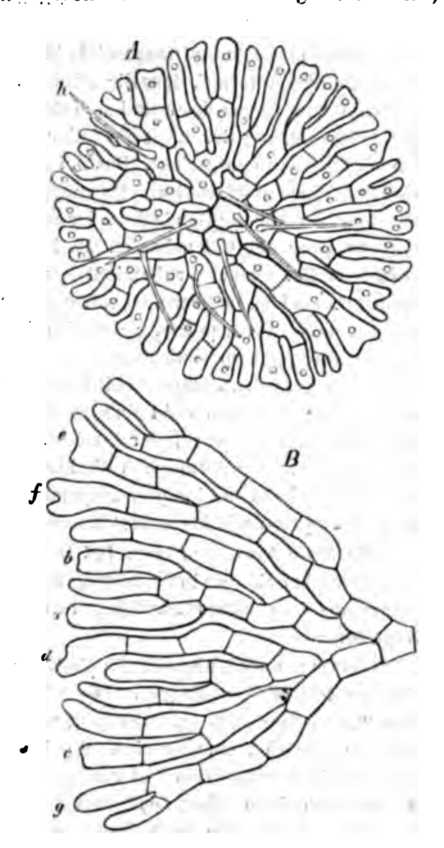


Fig. 164. *A* Coleochaete soluta, eine ungeschlechtliche Pflanze (250mal vergr.); *B* Stück einer solchen Scheibe. Die Buchstaben *a*—*g* zeigen die fortschreitende Dichotomie der Endzellen. (Nach Pringsheim.)

---

[1] Pringsheim in Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. II, p. 1.

auf einer bestimmten Stelle der weiblichen Pflanze, auf dem Oogonium oder neben diese fest, um nach ihrer Keimung sofort die Antheridiumzellen und in diesen die Spermatozoid zu erzeugen (Fig. 163 *A, B, m, m*). — Das Oogonium entwickelt sich immer aus d

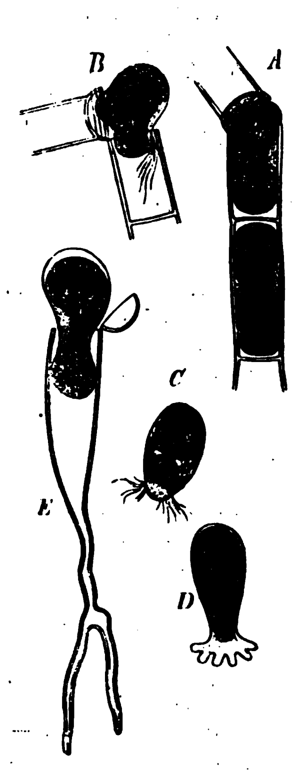
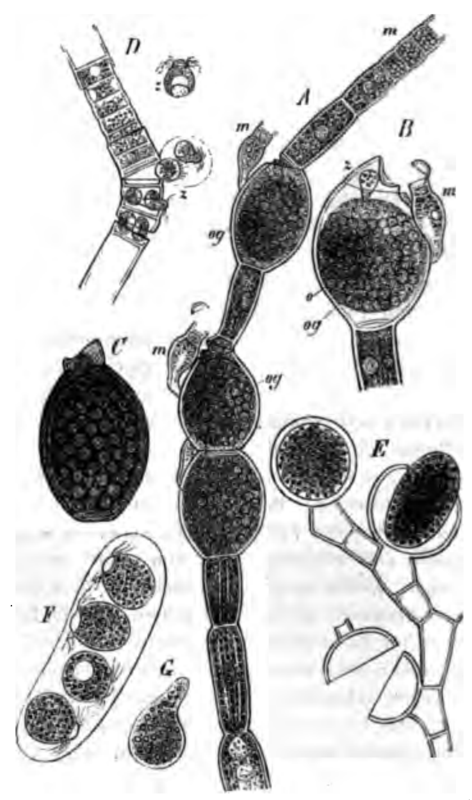


Fig. 162. Oedogonium. Entwickelung der Schwärmsporen (nach Pringsheim; 350mal vergr.). *A, B* aus einem älteren Faden entstehend, *C* freie Schwärmspore; Bewegung; *D* beginnende Keimung derselben; *E* eine Schwärmspore aus dem ganzen Inhalte eines Schwärmsporenkeimlings gebildet.



Fig, 163 ebenfalls nach Pringsheim. *A* Oedogonium ciliatum, mitt lerer Theil eines geschlechtlichen Fadens (250) mit Antheridiu *m* am oberen Ende, zwei befruchtete Oogonien *og*, nebst de Zwergmännchen *m*; *B* Oogonium von Oed. ciliatum im Augenblic der Befruchtung, *o* die Befruchtungskugel, *z* das Spermatozoid i Begriff einzudringen, *m* Zwergmännchen; *C* reife Oospore derse ben Pflanze. — *D* Stück des männlichen Fadens von Oed. gemelli parum, *z* Spermatozoiden. — *E* Ast eines überwinterten Pflänz chens von Bulbochaete intermedia, oben mit einem die Spore noc enthaltenden und einem sie eben entlassenden Oogonium, unte entleertes Oogonium; *F* die vier Schwärmsporen aus einer Oospo entstanden; *G* zur Ruhe gekommene Schwärmsporen aus eine Oospore.

oberen Tochterzelle einer eben getheilten vegetativen Zelle des Fadens, indem jene gleic nach der Theilung kugelig oder eiförmig anschwillt; bei Bulbochaete ist das Oogoniun immer die unterste Zelle eines Fruchtastes, was bei dem oben genannten Wachsthums gesetze derselben die eben genannte Regel nicht aufhebt, insofern die Mutterzelle eine Astes zugleich als dessen Basalzelle fungirt; das Oogonium von Bulbochaete ist niemals di erste Zelle eines Astes, da diese immer als Borste sich ausbildet. Das Oogonium füllt sic zunächst stärker als die übrigen Zellen mit Inhaltsstoffen an; unmittelbar vor der Befruch tung zieht sich der Protoplasmakörper zusammen und bildet, ähnlich wie bei Vaucheria die Befruchtungskugel, in deren Innerem die Chlorophyllkörner dicht zusammengedräng sind; die der Oeffnung des Oogoniums zugekehrte Stelle der Kugel besteht bloss aus hyaline

Protoplasma. Die Oeffnung des Oogoniums erfolgt auf verschiedene Weise; bei manchen Arten von Oedogonium und allen Bulbochaeten erhält die Haut desselben seitlich ein ovales Loch, aus welchem sich der farblose Theil der Oosphäre papillenartig hervordrängt, um das Spermatozoid in sich aufzunehmen. Bei einigen Oedogonien (Fig. 163 *A*, *B*) klappt dagegen die Oogonienzelle, ähnlich wie bei dem Entlassen der Schwärmsporen, auf, die sonst gerade Zellreihe des Fadens erscheint dann also an dieser Stelle gebrochen. An dem seitlichen Spalt tritt farbloser Schleim hervor, der sich unter den Augen des Beobachters zu einem offenen schnabelartigen Canal gestaltet (*B*, neben z_1), durch welchen das Spermatozoid eintritt; es vermischt sich mit dem hyalinen Theil des Protoplasmas der Eikugel, indem es zerfliesst. — Unmittelbar nach der Befruchtung umkleidet sich die Eikugel mit einer Haut, die sich später, gleich dem Inhalt, braun färbt, bei Bulbochaete wird der Inhalt der so gebildeten Oospore allein schön roth. Die Oospore bleibt in der Haut des Oogoniums eingeschlossen; dieses trennt sich von den Nachbarzellen des Fadens ab und sinkt zu Boden, wo die Oospore ihre Ruheperiode überdauert. — Wenn sie zu neuer Thätigkeit erwacht, so wächst sie nicht selbst zu einer neuen Pflanze aus, sondern ihr Inhalt theilt sich bei Bulbochaete, wo dieser Vorgang beobachtet ist, in vier Schwärmsporen, die sammt der inneren Oosporenhaut austreten und nach Auflösung derselben herumschwärmen; zur Ruhe gekommen, wächst jede zu einer Pflanze aus.

Die Coleochaeten[1] sind kleine (bis 1—2 Mill. grosse), aus verzweigten Zellreihen sich aufbauende chlorophyllgrüne Süsswasseralgen, welche in stehenden und langsam fliessenden Gewässern auf untergetauchten Pflanzentheilen (z. B. Equiseten) festsitzend, kreisrunde, dicht anliegende Scheiben oder polsterartige Stöcke bilden; ihr Chlorophyll nimmt die Form wandständiger Platten oder grösserer Klumpen an; den Namen Coleochaete (Scheidenhaar) verdankt die Gattung dem Umstande, dass gewisse Zellen des Thallus seitliche, in engen Scheiden steckende farblose Borstenhaare bilden (Fig. 164 *A*, *h*). — Vergleicht man die Wachsthumsverhältnisse der verschiedenen Arten, so zeigen sich zwei extreme Fälle, verbunden durch Uebergangsformen; das eine Extrem bildet C. divergens, die sich aus der Spore entwickelnd zunächst kriechende, unregelmässig verzweigte, gegliederte Fäden erzeugt, aus denen aufsteigende, ebenfalls unregelmässig verzweigte gegliederte Aeste entspringen; der ganze Thallus nimmt keine bestimmte Form an; bei C. pulvinata dagegen bildet er ein halbkugeliges Polster; die aus der Keimung hervorgehenden Zellfäden verzweigen sich in einer Ebene ziemlich unregelmässig, aber ungefähr eine Scheibe bildend;

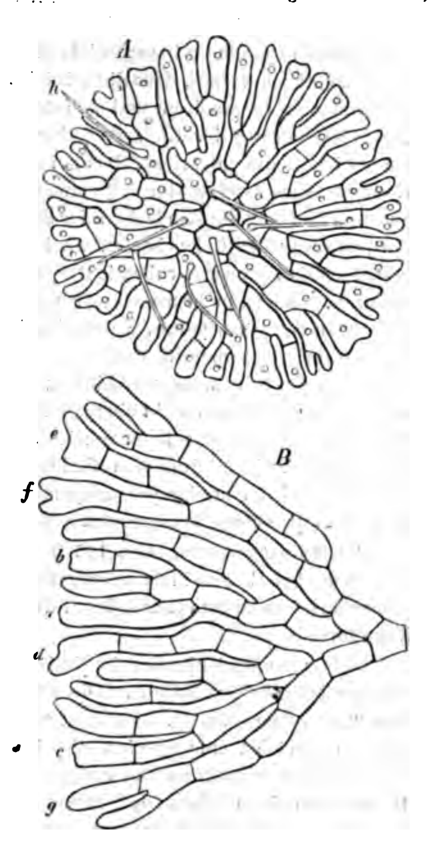


Fig. 164. *A* Coleochaete soluta, eine ungeschlechtliche Pflanze (250mal vergr.); *B* Stück einer solchen Scheibe. Die Buchstaben *a*—*g* zeigen die fortschreitende Dichotomie der Endzellen. (Nach Pringsheim.)

---

[1] Pringsheim in Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. II, p. 1.

auf einer bestimmten Stelle der weiblichen Pflanze, auf dem Oogonium oder neben diese fest, um nach ihrer Keimung sofort die Antheridiumzellen und in diesen die Spermatozoid zu erzeugen (Fig. 163 *A, B, m, m*). — Das Oogonium entwickelt sich immer aus d

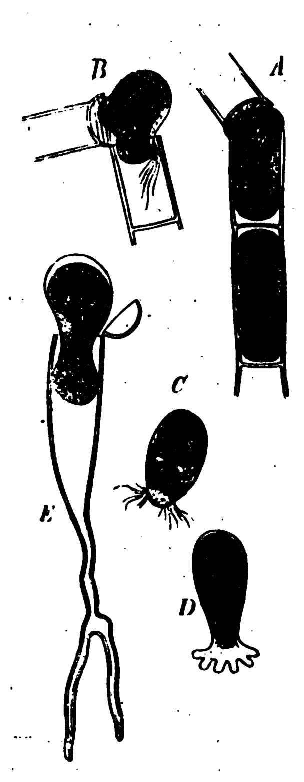
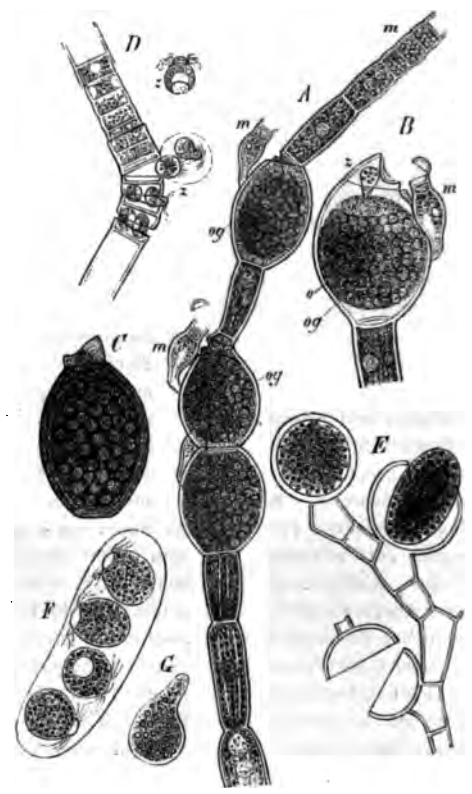


Fig. 162. Oedogonium. Entwickelung der Schwärmsporen (nach Pringsheim; 350mal vergr.). *A, B* aus einem älteren Faden entstehend; *C* freie Schwärmspore; Bewegung; *D* beginnende Keimung derselben; *E* eine Schwärmspore aus dem ganzen Inhalte eines Schwärmsporenkeimlings gebildet.



Fig, 163 ebenfalls nach Pringsheim. *A* Oedogonium ciliatum, mit lerer Theil eines geschlechtlichen Fadens (250) mit Antheridiu *m* am oberen Ende, zwei befruchtete Oogonien *og*, nebst de Zwergmännchen *m*; *B* Oogonium von Oed. ciliatum im Augenblic der Befruchtung, *o* die Befruchtungskugel, *z* das Spermatozoid i Begriff einzudringen, *m* Zwergmännchen; *C* reife Oospore dersel ben Pflanze. — *D* Stück des männlichen Fadens von Oed. gemelli parum, *z* Spermatozoiden. — *E* Ast eines überwinterten Pflänz chens von Bulbochaete intermedia, oben mit einem die Spore noc enthaltenden und einem sie eben entlassenden Oogonium, unte entleertes Oogonium; *F* die vier Schwärmsporen aus einer Oospor entstanden; *G* zur Ruhe gekommene Schwärmsporen aus eine Oospore.

oberen Tochterzelle einer eben getheilten vegetativen Zelle des Fadens, indem jene gleicl nach der Theilung kugelig oder eiförmig anschwillt; bei Bulbochaete ist das Oogoniun immer die unterste Zelle eines Fruchtastes, was bei dem oben genannten Wachsthums- gesetze derselben die eben genannte Regel nicht aufhebt, insofern die Mutterzelle eine Astes zugleich als dessen Basalzelle fungirt; das Oogonium von Bulbochaete ist niemals die erste Zelle eines Astes, da diese immer als Borste sich ausbildet. Das Oogonium füllt sich zunächst stärker als die übrigen Zellen mit Inhaltsstoffen an; unmittelbar vor der Befruch- tung zieht sich der Protoplasmakörper zusammen und bildet, ähnlich wie bei Vaucheria die Befruchtungskugel, in deren Innerem die Chlorophyllkörner dicht zusammengedrängt sind; die der Oeffnung des Oogoniums zugekehrte Stelle der Kugel besteht bloss aus hyalinen

Protoplasma. Die Oeffnung des Oogoniums erfolgt auf verschiedene Weise; bei manchen Arten von Oedogonium und allen Bulbochaeten erhält die Haut desselben seitlich ein ovales Loch, aus welchem sich der farblose Theil der Oosphäre papillenartig hervordrängt, um das Spermatozoid in sich aufzunehmen. Bei einigen Oedogonien (Fig. 163 *A*, *B*, klappt dagegen die Oogonienzelle, ähnlich wie bei dem Entlassen der Schwärmsporen, auf, die sonst gerade Zellreihe des Fadens erscheint dann also an dieser Stelle gebrochen. An dem seitlichen Spalt tritt farbloser Schleim hervor; der sich unter den Augen des Beobachters zu einem offenen schnabelartigen Canal gestaltet (*B*, neben *z*), durch welchen das Spermatozoid eintritt; es vermischt sich mit dem hyalinen Theil des Protoplasmas der Eikugel, indem es zerfliesst. — Unmittelbar nach der Befruchtung umkleidet sich die Eikugel mit einer Haut, die sich später, gleich dem Inhalt, braun färbt; bei Bulbochaete wird der Inhalt der so gebildeten Oospore allein schön roth. Die Oospore bleibt in der Haut des Oogoniums eingeschlossen; dieses trennt sich von den Nachbarzellen des Fadens ab und sinkt zu Boden, wo die Oospore ihre Ruheperiode überdauert. — Wenn sie zu neuer Thätigkeit erwacht, so wächst sie nicht selbst zu einer neuen Pflanze aus, sondern ihr Inhalt theilt sich bei Bulbochaete, wo dieser Vorgang beobachtet ist, in vier Schwärmsporen, die sammt der inneren Oosporenhaut austreten und nach Auflösung derselben herumschwärmen; zur Ruhe gekommen, wächst jede zu einer Pflanze aus.

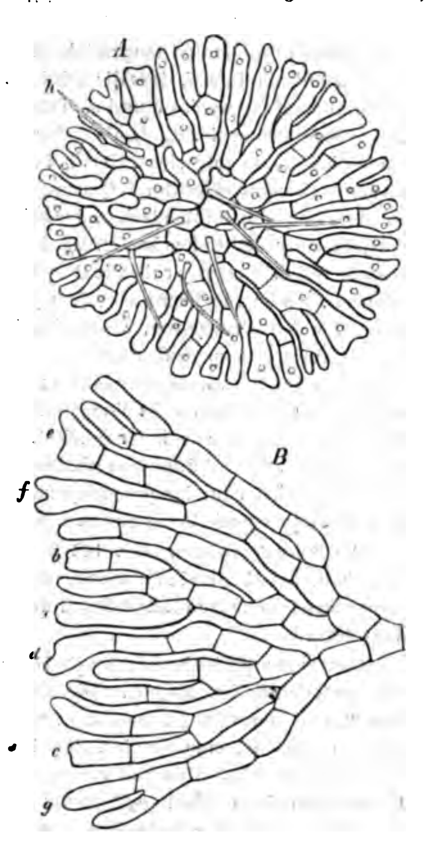


Fig. 164. *A* Coleochaete soluta, eine ungeschlechtliche Pflanze (250mal vergr.); *B* Stück einer solchen Scheibe. Die Buchstaben *a*–*g* zeigen die fortschreitende Dichotomie der Endzellen. (Nach Pringsheim.)

Die Coleochaeten[1], sind kleine (bis 1–2 Mill. grosse), aus verzweigten Zellreihen sich aufbauende chlorophyllgrüne Süsswasseralgen, welche in stehenden und langsam fliessenden Gewässern auf untergetauchten Pflanzentheilen (z. B. Equiseten) festsitzend, kreisrunde, dicht anliegende Scheiben oder polsterartige Stöcke bilden; ihr Chlorophyll nimmt die Form wandständiger Platten oder grösserer Klumpen an; den Namen Coleochaete (Scheidenhaar) verdankt die Gattung dem Umstande, dass gewisse Zellen des Thallus seitliche, in engen Scheiden steckende farblose Borstenhaare bilden (Fig. 164 *A*, *h*). — Vergleicht man die Wachsthumsverhältnisse der verschiedenen Arten, so zeigen sich zwei extreme Fälle, verbunden durch Uebergangsformen; das eine Extrem bildet C. divergens, die sich aus der Spore entwickelnd zunächst kriechende, unregelmässig verzweigte, gegliederte Fäden erzeugt, aus denen aufsteigende, ebenfalls unregelmässig verzweigte gegliederte Aeste entspringen; der ganze Thallus nimmt keine bestimmte Form an; bei C. pulvinata dagegen bildet er ein halbkugeliges Polster; die aus der Keimung hervorgehenden Zellfäden verzweigen sich in einer Ebene ziemlich unregelmässig, aber ungefähr eine Scheibe bildend;

---

1) Pringsheim in Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. II, p. 1.

auf einer bestimmten Stelle der weiblichen Pflanze, auf dem Oogonium oder neben diese fest, um nach ihrer Keimung sofort die Antheridiumzellen und in diesen die Spermatozoide zu erzeugen (Fig. 163 *A*, *B*, *m*, *m*). — Das **Oogonium** entwickelt sich immer aus d

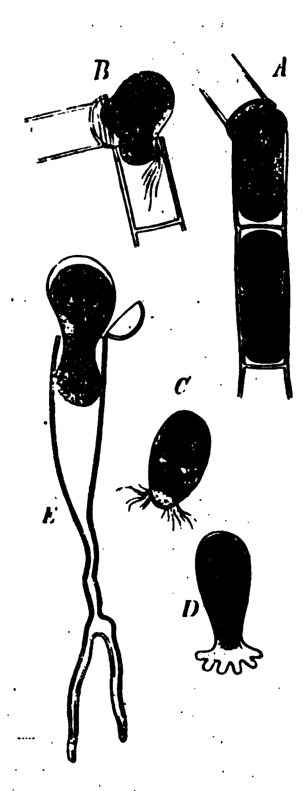
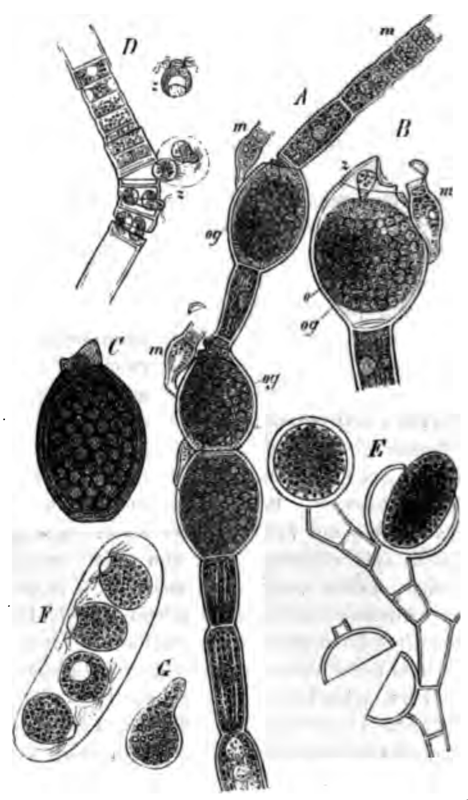


Fig. 162. Oedogonium. Entwickelung der Schwärmsporen (nach Pringsheim; 350mal vergr.). *A*, *B* aus einem älteren Faden entstehend; *C* freie Schwärmspore; Bewegung; *D* beginnende Keimung derselben; *E* eine Schwärmspore aus dem ganzen Inhalte eines Schwärmsporenkeimlings gebildet.



Fig, 163 ebenfalls nach Pringsheim. *A* Oedogonium ciliatum, mitt lerer Theil eines geschlechtlichen Fadens (250) mit Antheridiu *m* am oberen Ende, zwei befruchtete Oogonien *og*, nebst de Zwergmännchen *m*; *B* Oogonium von Oed. ciliatum im Augenblic der Befruchtung, *o* die Befruchtungskugel, *z* das Spermatozoid i Begriff einzudringen, *m* Zwergmännchen; *C* reife Oospore dersel ben Pflanze. — *D* Stück des männlichen Fadens von Oed. gemelli parum, *z* Spermatozoiden. — *E* Ast eines überwinterten Pflänz chens von Bulbochaete intermedia, oben mit einem die Spore noc enthaltenden und einem sie eben entlassenden Oogonium, unte entleertes Oogonium; *F* die vier Schwärmsporen aus einer Oospor entstanden; *G* zur Ruhe gekommene Schwärmsporen aus eine Oospore.

oberen Tochterzelle einer eben getheilten vegetativen Zelle des Fadens, indem jene gleic nach der Theilung kugelig oder eiförmig anschwillt; bei Bulbochaete ist das Oogoniun immer die unterste Zelle eines Fruchtastes, was bei dem oben genannten Wachsthums gesetze derselben die eben genannte Regel nicht aufhebt, insofern die Mutterzelle eine Astes zugleich als dessen Basalzelle fungirt; das Oogonium von Bulbochaete ist niemals di erste Zelle eines Astes, da diese immer als Borste sich ausbildet. Das Oogonium füllt sich zunächst stärker als die übrigen Zellen mit Inhaltsstoffen an; unmittelbar vor der Befruch tung zieht sich der Protoplasmakörper zusammen und bildet, ähnlich wie bei Vaucheria die Befruchtungskugel, in deren Innerem die Chlorophyllkörner dicht zusammengedräng sind; die der Oeffnung des Oogoniums zugekehrte Stelle der Kugel besteht bloss aus hyalinen

Protoplasma. Die Oeffnung des Oogoniums erfolgt auf verschiedene Weise; bei manchen Arten von Oedogonium und allen Bulbochaeten erhält die Haut desselben seitlich ein ovales Loch, aus welchem sich der farblose Theil der Oosphäre papillenartig hervordrängt, um das Spermatozoid in sich aufzunehmen. Bei einigen Oedogonien (Fig. 163 *A*, *B*) klappt dagegen die Oogonienzelle, ähnlich wie bei dem Entlassen der Schwärmsporen, auf, die sonst gerade Zellreihe des Fadens erscheint dann also an dieser Stelle gebrochen. An dem seitlichen Spalt tritt farbloser Schleim hervor; der sich unter den Augen des Beobachters zu einem offenen schnabelartigen Canal gestaltet (*B*, neben *z*), durch welchen das Spermatozoid eintritt; es vermischt sich mit dem hyalinen Theil des Protoplasmas der Eikugel, indem es zerfliesst. — Unmittelbar nach der Befruchtung umkleidet sich die Eikugel mit einer Haut, die sich später, gleich dem Inhalt, braun färbt, bei Bulbochaete wird der Inhalt der so gebildeten Oospore allein schön roth. Die Oospore bleibt in der Haut des Oogoniums eingeschlossen; dieses trennt sich von den Nachbarzellen des Fadens ab und sinkt zu Boden, wo die Oospore ihre Ruheperiode überdauert. — Wenn sie zu neuer Thätigkeit erwacht, so wächst sie nicht selbst zu einer neuen Pflanze aus, sondern ihr Inhalt theilt sich bei Bulbochaete, wo dieser Vorgang beobachtet ist, in vier Schwärmsporen, die sammt der inneren Oosporenhaut austreten und nach Auflösung derselben herumschwärmen; zur Ruhe gekommen, wächst jede zu einer Pflanze aus.

Die Coleochaeten[1] sind kleine (bis 1—2 Mill. grosse), aus verzweigten Zellreihen sich aufbauende chlorophyllgrüne Süsswasseralgen, welche in stehenden und langsam fliessenden Gewässern auf untergetauchten Pflanzentheilen (z. B. Equiseten) festsitzend, kreisrunde, dicht anliegende Scheiben oder polsterartige Stöcke bilden; ihr Chlorophyll nimmt die Form wandständiger Platten oder grösserer Klumpen an; den Namen Coleochaete (Scheidenhaar) verdankt die Gattung dem Umstande, dass gewisse Zellen des Thallus seitliche, in engen Scheiden steckende farblose Borstenhaare bilden (Fig. 164 *A*, *h*). — Vergleicht man die Wachsthumsverhältnisse der verschiedenen Arten, so zeigen sich zwei extreme Fälle, verbunden durch Uebergangsformen; das eine Extrem bildet C. divergens, die sich aus der Spore entwickelnd zunächst kriechende, unregelmässig verzweigte, gegliederte Fäden erzeugt, aus denen aufsteigende, ebenfalls unregelmässig verzweigte gegliederte Aeste entspringen; der ganze Thallus nimmt keine bestimmte Form an; bei C. pulvinata dagegen bildet er ein halbkugeliges Polster; die aus der Keimung hervorgehenden Zellfäden verzweigen sich in einer Ebene ziemlich unregelmässig, aber ungefähr eine Scheibe bildend;

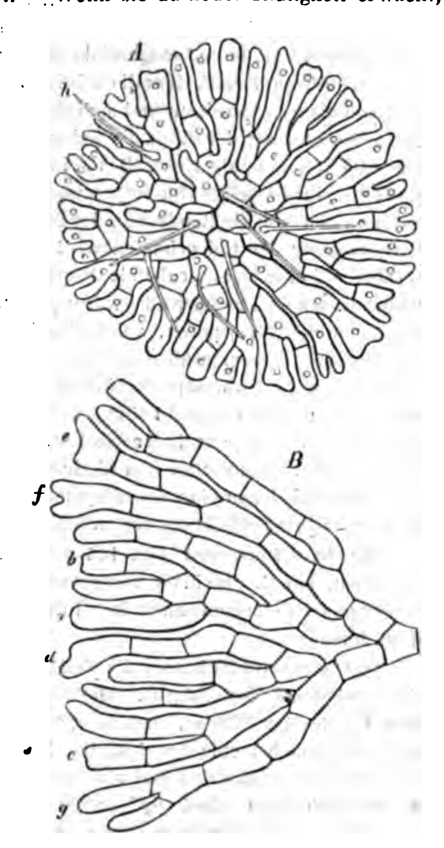


Fig. 164. *A* Coleochaete soluta, eine ungeschlechtliche Pflanze (250mal vergr.); *B* Stück einer solchen Scheibe. Die Buchstaben *a*—*g* zeigen die fortschreitende Dichotomie der Endzellen. (Nach Pringsheim.)

---

1) Pringsheim in Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. II, p. 1.

auf einer bestimmten Stelle der weiblichen Pflanze, auf dem Oogonium oder neben diese fest, um nach ihrer Keimung sofort die Antheridiumzellen und in diesen die Spermatozoid zu erzeugen (Fig. 163 *A*, *B*, *m*, *m*). — Das Oogonium entwickelt sich immer aus d

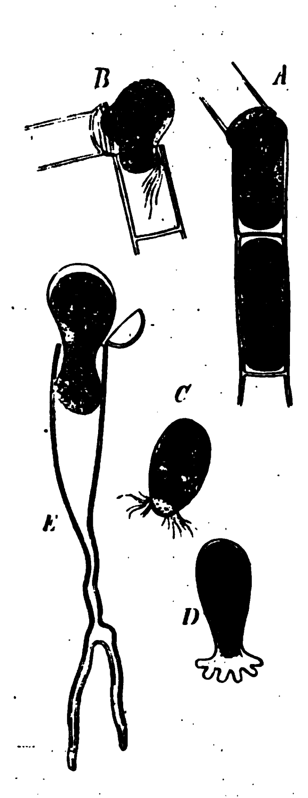


Fig. 162. Oedogonium. Entwickelung der Schwärmsporen (nach Pringsheim; 350mal vergr.). *A*, *B* aus einem älteren Faden entstehend; *C* freie Schwärmspore; Bewegung; *D* beginnende Keimung derselben; *E* eine Schwärmspore aus dem ganzen Inhalte eines Schwärmsporenkeimlings gebildet.

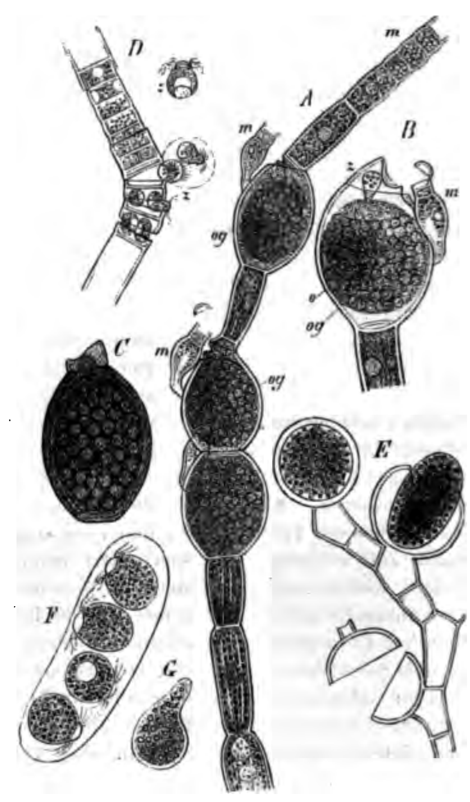


Fig. 163 ebenfalls nach Pringsheim. *A* Oedogonium ciliatum, mitt lerer Theil eines geschlechtlichen Fadens (250) mit Antheridiu *m* am oberen Ende, zwei befruchtete Oogonien *og*, nebst de Zwergmännchen *m*; *B* Oogonium von Oed. ciliatum im Augenblic der Befruchtung, *o* die Befruchtungskugel, *z* das Spermatozoid i Begriff einzudringen, *m* Zwergmännchen; *C* reife Oospore dersel ben Pflanze. — *D* Stück des männlichen Fadens von Oed. gemelli parum, *z* Spermatozoiden. — *E* Ast eines überwinterten Pflänz chens von Bulbochaete intermedia, oben mit einem die Spore noc enthaltenden und einem sie eben entlassenden Oogonium, unte entleertes Oogonium; *F* die vier Schwärmsporen aus einer Oospor entstanden; *G* zur Ruhe gekommene Schwärmsporen aus eine Oospore.

oberen Tochterzelle einer eben getheilten vegetativen Zelle des Fadens, indem jene gleic nach der Theilung kugelig oder eiförmig anschwillt; bei Bulbochaete ist das Oogoniun immer die unterste Zelle eines Fruchtastes, was bei dem oben genannten Wachsthums gesetze derselben die eben genannte Regel nicht aufhebt, insofern die Mutterzelle eine Astes zugleich als dessen Basalzelle fungirt; das Oogonium von Bulbochaete ist niemals di erste Zelle eines Astes, da diese immer als Borste sich ausbildet. Das Oogonium füllt sic zunächst stärker als die übrigen Zellen mit Inhaltsstoffen an; unmittelbar vor der Befruch tung zieht sich der Protoplasmakörper zusammen und bildet, ähnlich wie bei Vaucheria die Befruchtungskugel, in deren Innerem die Chlorophyllkörner dicht zusammengedräng sind; die der Oeffnung des Oogoniums zugekehrte Stelle der Kugel besteht bloss aus hyaline

Protoplasma. Die Oeffnung des Oogoniums erfolgt auf verschiedene Weise; bei manchen Arten von Oedogonium und allen Bulbochaeten erhält die Haut desselben seitlich ein ovales Loch, aus welchem sich der farblose Theil der Oosphäre papillenartig hervordrängt, um das Spermatozoid in sich aufzunehmen. Bei einigen Oedogonien (Fig. 163 *A*, *B*) klappt dagegen die Oogonienzelle, ähnlich wie bei dem Entlassen der Schwärmsporen, auf, die sonst gerade Zellreihe des Fadens erscheint dann also an dieser Stelle gebrochen. An dem seitlichen Spalt tritt farbloser Schleim hervor; der sich unter den Augen des Beobachters zu einem offenen schnabelartigen Canal gestaltet (*B*, neben *z*), durch welchen das Spermatozoid eintritt; es vermischt sich mit dem hyalinen Theil des Protoplasmas der Eikugel, indem es zerfliesst. — Unmittelbar nach der Befruchtung umkleidet sich die Eikugel mit einer Haut, die sich später, gleich dem Inhalt, braun färbt, bei Bulbochaete wird der Inhalt der so gebildeten Oospore allein schön roth. Die Oospore bleibt in der Haut des Oogoniums eingeschlossen; dieses trennt sich von den Nachbarzellen des Fadens ab und sinkt zu Boden, wo die Oospore ihre Ruheperiode überdauert. — Wenn sie zu neuer Thätigkeit erwacht, so wächst sie nicht selbst zu einer neuen Pflanze aus, sondern ihr Inhalt theilt sich bei Bulbochaete, wo dieser Vorgang beobachtet ist, in vier Schwärmsporen, die sammt der inneren Oosporenhaut austreten und nach Auflösung derselben herumschwärmen; zur Ruhe gekommen, wächst jede zu einer Pflanze aus.

Die Coleochaeten[1] sind kleine (bis 1—2 Mill. grosse), aus verzweigten Zellreihen sich aufbauende chlorophyllgrüne Süsswasseralgen, welche in stehenden und langsam fliessenden Gewässern auf untergetauchten Pflanzentheilen (z. B. Equiseten) festsitzend, kreisrunde, dicht anliegende Scheiben oder polsterartige Stöcke bilden; ihr Chlorophyll nimmt die Form wandständiger Platten oder grösserer Klumpen an; den Namen Coleochaete (Scheidenhaar) verdankt die Gattung dem Umstande, dass gewisse Zellen des Thallus seitliche, in engen Scheiden steckende farblose Borstenhaare bilden (Fig. 164 *A*, *h*). — Vergleicht man die Wachsthumsverhältnisse der verschiedenen Arten, so zeigen sich zwei extreme Fälle, verbunden durch Uebergangsformen; das eine Extrem bildet C. divergens, die sich aus der Spore entwickelnd zunächst kriechende, unregelmässig verzweigte, gegliederte Fäden erzeugt, aus denen aufsteigende, ebenfalls unregelmässig verzweigte gegliederte Aeste entspringen; der ganze Thallus nimmt keine bestimmte Form an; bei C. pulvinata dagegen bildet er ein halbkugeliges Polster; die aus der Keimung hervorgehenden Zellfäden verzweigen sich in einer Ebene ziemlich unregelmässig, aber ungefähr eine Scheibe bildend;

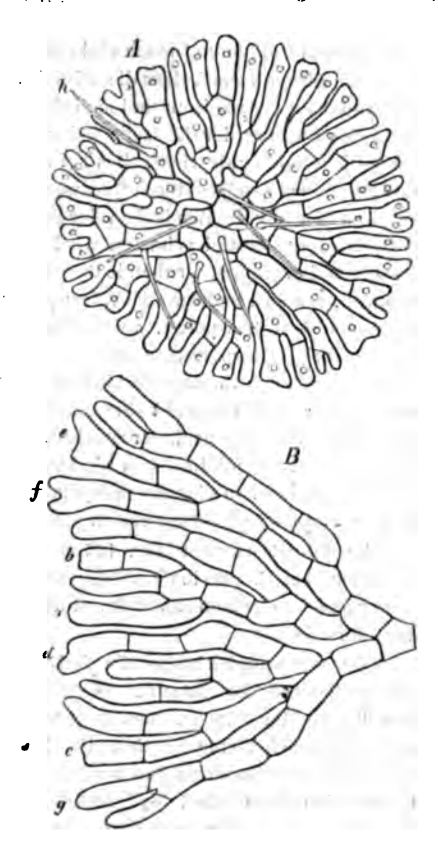


Fig. 164. *A* Coleochaete soluta, eine ungeschlechtliche Pflanze (250mal vergr.); *B* Stück einer solchen Scheibe. Die Buchstaben *a*—*g* zeigen die fortschreitende Dichotomie der Endzellen. (Nach Pringsheim.)

[1] Pringsheim in Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. II, p. 1.

auf einer bestimmten Stelle der weiblichen Pflanze, auf dem Oogonium oder neben diese fest, um nach ihrer Keimung sofort die Antheridiumzellen und in diesen die Spermatozoid zu erzeugen (Fig. 163 *A*, *B*, *m*, *m*). — Das **Oogonium** entwickelt sich immer aus d

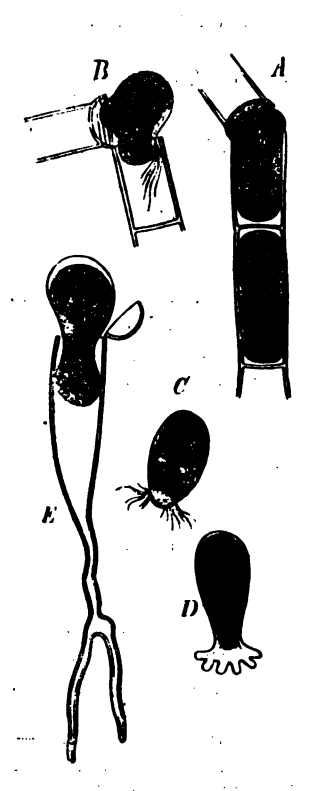
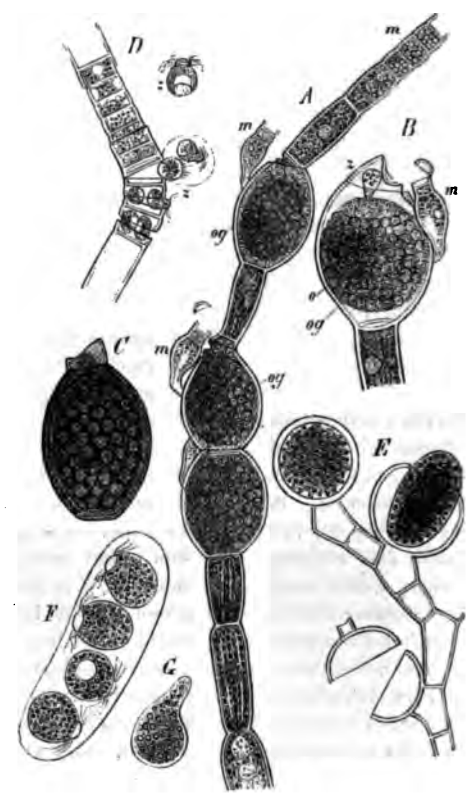


Fig. 162. Oedogonium. Entwickelung der Schwärmsporen (nach Pringsheim; 350mal vergr.). *A*, *B* aus einem älteren Faden entstehend; *C* freie Schwärmspore; Bewegung; *D* beginnende Keimung derselben; *E* eine Schwärmspore aus dem ganzen Inhalte eines Schwärmsporenkeimlings gebildet.



Fig, 163 ebenfalls nach Pringsheim. *A* Oedogonium ciliatum, mit lerer Theil eines geschlechtlichen Fadens (250) mit Antheridiu *m* am oberen Ende, zwei befruchtete Oogonien *og*, nebst de Zwergmännchen *m*; *B* Oogonium von Oed. ciliatum im Augenblic der Befruchtung, *o* die Befruchtungskugel, *z* das Spermatozoid i Begriff einzudringen, *m* Zwergmännchen; *C* reife Oospore derse ben Pflanze. — *D* Stück des männlichen Fadens von Oed. gemelli parum, *z* Spermatozoiden. — *E* Ast eines überwinterten Pflänz chens von Bulbochaete intermedia, oben mit einem die Spore noc enthaltenden und einem sie eben entlassenden Oogonium, unte entleertes Oogonium; *F* die vier Schwärmsporen aus einer Oospo entstanden; *G* zur Ruhe gekommene Schwärmsporen aus ein Oospore.

oberen Tochterzelle einer eben getheilten vegetativen Zelle des Fadens, indem jene gleic nach der Theilung kugelig oder eiförmig anschwillt; bei Bulbochaete ist das Oogoniu immer die unterste Zelle eines Fruchtastes, was bei dem oben genannten Wachsthums gesetze derselben die eben genannte Regel nicht aufhebt, insofern die Mutterzelle ein Astes zugleich als dessen Basalzelle fungirt; das Oogonium von Bulbochaete ist niemals di erste Zelle eines Astes, da diese immer als Borste sich ausbildet. Das Oogonium füllt sic zunächst stärker als die übrigen Zellen mit Inhaltsstoffen an; unmittelbar vor der Befruch tung zieht sich der Protoplasmakörper zusammen und bildet, ähnlich wie bei Vaucheri die Befruchtungskugel, in deren Innerem die Chlorophyllkörner dicht zusammengedrän sind; die der Oeffnung des Oogoniums zugekehrte Stelle der Kugel besteht bloss aus hyaline

Protoplasma. Die Oeffnung des Oogoniums erfolgt auf verschiedene Weise; bei manchen Arten von Oedogonium und allen Bulbochaeten erhält die Haut desselben seitlich ein ovales Loch, aus welchem sich der farblose Theil der Oosphäre papillenartig hervordrängt, um das Spermatozoid in sich aufzunehmen. Bei einigen Oedogonien (Fig. 163 *A*, *B*, klappt dagegen die Oogonienzelle, ähnlich wie bei dem Entlassen der Schwärmsporen, auf, die sonst gerade Zellreihe des Fadens erscheint dann also an dieser Stelle gebrochen. An dem seitlichen Spalt tritt farbloser Schleim hervor; der sich unter den Augen des Beobachters zu einem offenen schnabelartigen Canal gestaltet (*B*, neben *z*), durch welchen das Spermatozoid eintritt; es vermischt sich mit dem hyalinen Theil des Protoplasmas der Eikugel, indem es zerfliesst. — Unmittelbar nach der Befruchtung umkleidet sich die Eikugel mit einer Haut, die sich später, gleich dem Inhalt, braun färbt; bei Bulbochaete wird der Inhalt der so gebildeten Oospore allein schön roth. Die Oospore bleibt in der Haut des Oogoniums eingeschlossen; dieses trennt sich von den Nachbarzellen des Fadens ab und sinkt zu Boden, wo die Oospore ihre Ruheperiode überdauert. — Wenn sie zu neuer Thätigkeit erwacht, so wächst sie nicht selbst zu einer neuen Pflanze aus, sondern ihr Inhalt theilt sich bei Bulbochaete, wo dieser Vorgang beobachtet ist, in vier Schwärmsporen, die sammt der inneren Oosporenhaut austreten und nach Auflösung derselben herumschwärmen; zur Ruhe gekommen, wächst jede zu einer Pflanze aus.

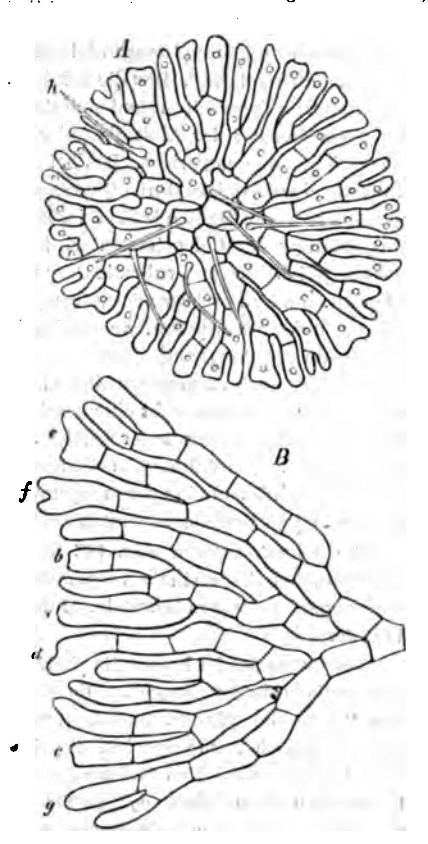


Fig. 164. *A* Coleochaete soluta, eine ungeschlechtliche Pflanze (250mal vergr.); *B* Stück einer solchen Scheibe. Die Buchstaben *a*—*g* zeigen die fortschreitende Dichotomie der Endzellen. (Nach Pringsheim.)

Die Coleochaeten[1], sind kleine (bis 1—2 Mill. grosse), aus verzweigten Zellreihen sich aufbauende chlorophyllgrüne Süsswasseralgen, welche in stehenden und langsam fliessenden Gewässern auf untergetauchten Pflanzentheilen (z. B. Equiseten) festsitzend, kreisrunde, dicht anliegende Scheiben oder polsterartige Stöcke bilden; ihr Chlorophyll nimmt die Form wandständiger Platten oder grösserer Klumpen an; den Namen Coleochaete (Scheidenhaar) verdankt die Gattung dem Umstande, dass gewisse Zellen des Thallus seitliche, in engen Scheiden steckende farblose Borstenhaare bilden (Fig. 164 *A*, *h*). — Vergleicht man die Wachsthumsverhältnisse der verschiedenen Arten, so zeigen sich zwei extreme Fälle, verbunden durch Uebergangsformen; das eine Extrem bildet C. divergens, die sich aus der Spore entwickelnd zunächst kriechende, unregelmässig verzweigte, gegliederte Fäden erzeugt, aus denen aufsteigende, ebenfalls unregelmässig verzweigte gegliederte Aeste entspringen; der ganze Thallus nimmt keine bestimmte Form an; bei C. pulvinata dagegen bildet er ein halbkugeliges Polster; die aus der Keimung hervorgehenden Zellfäden verzweigen sich in einer Ebene ziemlich unregelmässig, aber ungefähr eine Scheibe bildend;

1) Pringsheim in Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. II, p. 1.

auf einer bestimmten Stelle der weiblichen Pflanze, auf dem Oogonium oder neben diesem fest, um nach ihrer Keimung sofort die Antheridiumzellen und in diesen die Spermatozoiden zu erzeugen (Fig. 163 *A*, *B*, *m*, *m*). — Das **Oogonium** entwickelt sich immer aus de

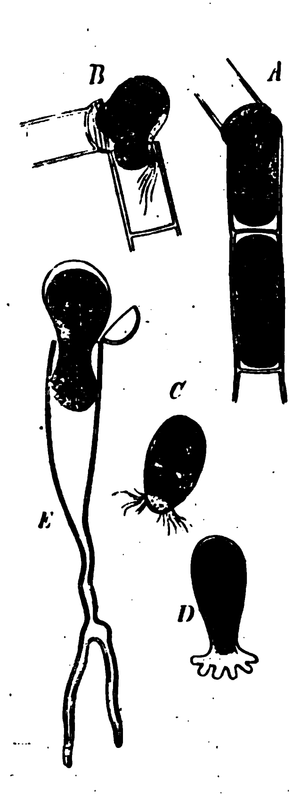


Fig. 162. Oedogonium. Entwickelung der Schwärmsporen (nach Pringsheim; 350mal vergr.). *A*, *B* aus einem älteren Faden entstehend, *C* freie Schwärmspore; Bewegung; *D* beginnende Keimung derselben; *E* eine Schwärmspore aus dem ganzen Inhalte eines Schwärmsporenkeimlings gebildet.

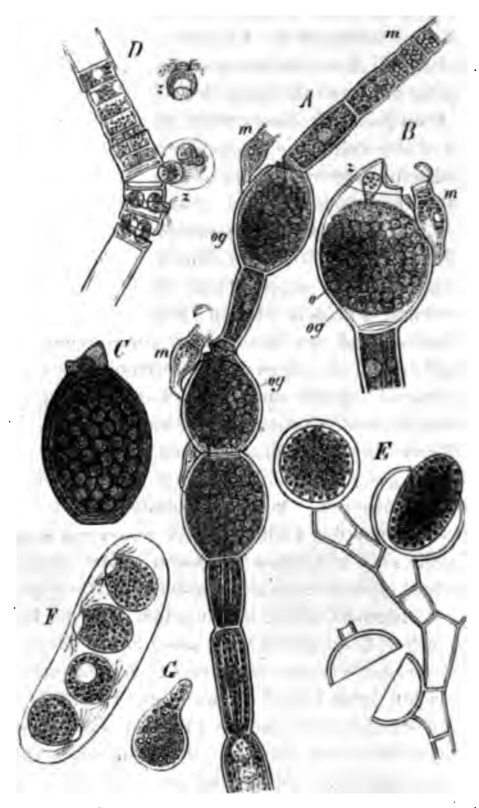


Fig. 163 ebenfalls nach Pringsheim. *A* Oedogonium ciliatum, mitt lerer Theil eines geschlechtlichen Fadens (250) mit Antheridiu *m* am oberen Ende, zwei befruchtete Oogonien *og*, nebst de Zwergmännchen *m*; *B* Oogonium von Oed. ciliatum im Augenblic der Befruchtung, *o* die Befruchtungskugel, *z* das Spermatozoid i Begriff einzudringen, *m* Zwergmännchen; *C* reife Oospore derse ben Pflanze. — *D* Stück des männlichen Fadens von Oed. gemell parum, *z* Spermatozoiden. — *E* Ast eines überwinterten Pflän chens von Bulbochaete intermedia, oben mit einem die Spore no enthaltenden und einem sie eben entlassenden Oogonium, unte entleertes Oogonium; *F* die vier Schwärmsporen aus einer Oospo entstanden; *G* zur Ruhe gekommene Schwärmsporen aus ein Oospore.

oberen Tochterzelle einer eben getheilten vegetativen Zelle des Fadens, indem jene gleic nach der Theilung kugelig oder eiförmig anschwillt; bei Bulbochaete ist das Oogoniu immer die unterste Zelle eines Fruchtastes, was bei dem oben genannten Wachsthum gesetze derselben die eben genannte Regel nicht aufhebt, insofern die Mutterzelle ein Astes zugleich als dessen Basalzelle fungirt; das Oogonium von Bulbochaete ist niemals di erste Zelle eines Astes, da diese immer als Borste sich ausbildet. Das Oogonium füllt sic zunächst stärker als die übrigen Zellen mit Inhaltsstoffen an; unmittelbar vor der Befruch tung zieht sich der Protoplasmakörper zusammen und bildet, ähnlich wie bei Vaucheria die Befruchtungskugel, in deren Innerem die Chlorophyllkörner dicht zusammengedräng sind; die der Oeffnung des Oogoniums zugekehrte Stelle der Kugel besteht bloss aus hyalinen

Protoplasma. Die Oeffnung des Oogoniums erfolgt auf verschiedene Weise; bei manchen Arten von Oedogonium und allen Bulbochaeten erhält die Haut desselben seitlich ein ovales Loch, aus welchem sich der farblose Theil der Oosphäre papillenartig hervordrängt, um das Spermatozoid in sich aufzunehmen. Bei einigen Oedogonien (Fig. 163 *A*, *B*) klappt dagegen die Oogonienzelle, ähnlich wie bei dem Entlassen der Schwärmsporen, auf, die sonst gerade Zellreihe des Fadens erscheint dann also an dieser Stelle gebrochen. An dem seitlichen Spalt tritt farbloser Schleim hervor, der sich unter den Augen des Beobachters zu einem offenen schnabelartigen Canal gestaltet (*B*, neben *z*), durch welchen das Spermatozoid eintritt; es vermischt sich mit dem hyalinen Theil des Protoplasmas der Eikugel, indem es zerfliesst. — Unmittelbar nach der Befruchtung umkleidet sich die Eikugel mit einer Haut, die sich später, gleich dem Inhalt, braun färbt; bei Bulbochaete wird der Inhalt der so gebildeten Oospore allein schön roth. Die Oospore bleibt in der Haut des Oogoniums eingeschlossen; dieses trennt sich von den Nachbarzellen des Fadens ab und sinkt zu Boden, wo die Oospore ihre Ruheperiode überdauert. — Wenn sie zu neuer Thätigkeit erwacht, so wächst sie nicht selbst zu einer neuen Pflanze aus, sondern ihr Inhalt theilt sich bei Bulbochaete, wo dieser Vorgang beobachtet ist, in vier Schwärmsporen, die sammt der inneren Oosporenhaut austreten und nach Auflösung derselben herumschwärmen; zur Ruhe gekommen, wächst jede zu einer Pflanze aus.

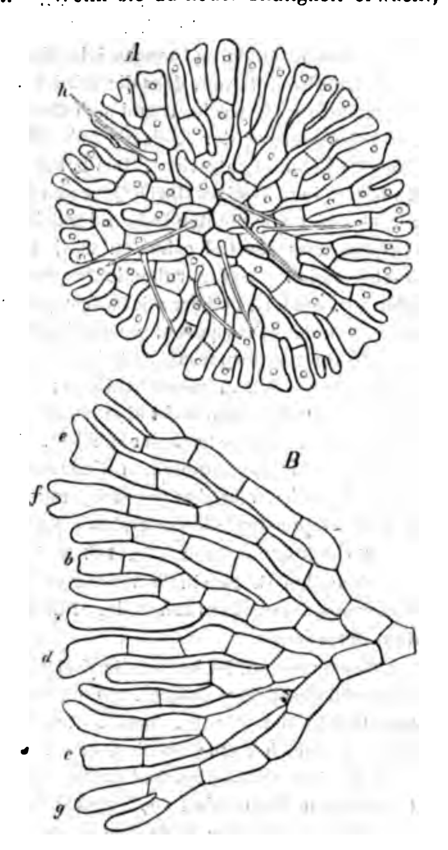


Fig. 164. *A* Coleochaete soluta, eine ungeschlechtliche Pflanze (250mal vergr.); *B* Stück einer solchen Scheibe. Die Buchstaben *a*—*g* zeigen die fortschreitende Dichotomie der Endzellen. (Nach Pringsheim.)

Die Coleochaeten [1]) sind kleine (bis 1—2 Mill. grosse), aus verzweigten Zellreihen sich aufbauende chlorophyllgrüne Süsswasseralgen, welche in stehenden und langsam fliessenden Gewässern auf untergetauchten Pflanzentheilen (z. B. Equiseten) festsitzend, kreisrunde, dicht anliegende Scheiben oder polsterartige Stöcke bilden; ihr Chlorophyll nimmt die Form wandständiger Platten oder grösserer Klumpen an; den Namen Coleochaete (Scheidenhaar) verdankt die Gattung dem Umstande, dass gewisse Zellen des Thallus seitliche, in engen Scheiden steckende farblose Borstenhaare bilden (Fig. 164 *A*, *h*). — Vergleicht man die Wachsthumsverhältnisse der verschiedenen Arten, so zeigen sich zwei extreme Fälle, verbunden durch Uebergangsformen; das eine Extrem bildet C. divergens, die sich aus der Spore entwickelnd zunächst kriechende, unregelmässig verzweigte, gegliederte Fäden erzeugt, aus denen aufsteigende, ebenfalls unregelmässig verzweigte gegliederte Aeste entspringen; der ganze Thallus nimmt keine bestimmte Form an; bei C. pulvinata dagegen bildet er ein halbkugeliges Polster; die aus der Keimung hervorgehenden Zellfäden verzweigen sich in einer Ebene ziemlich unregelmässig, aber ungefähr eine Scheibe bildend;

1) Pringsheim in Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. II, p. 1.

auf einer bestimmten Stelle der weiblichen Pflanze, auf dem Oogonium oder neben diesem fest, um nach ihrer Keimung sofort die Antheridiumzellen und in diesen die Spermatozoide zu erzeugen (Fig. 163 *A*, *B*, *m*, *m*). — Das Oogonium entwickelt sich immer aus de

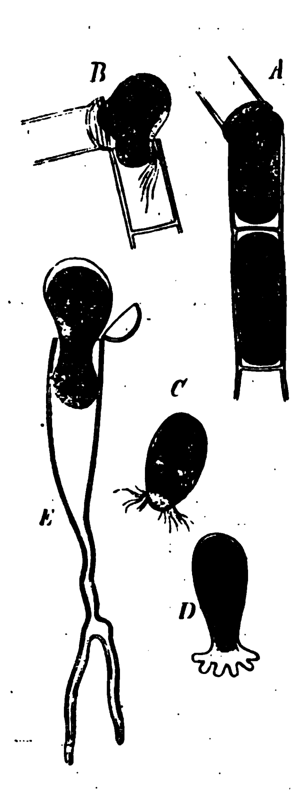


Fig. 162. Oedogonium. Entwickelung der Schwärmsporen (nach Pringsheim; 350mal vergr.). *A*, *B* aus einem älteren Faden entstehend, *C* freie Schwärmspore; Bewegung; *D* beginnende Keimung derselben; *E* eine Schwärmspore aus dem ganzen Inhalte eines Schwärmsporenkeimlings gebildet.

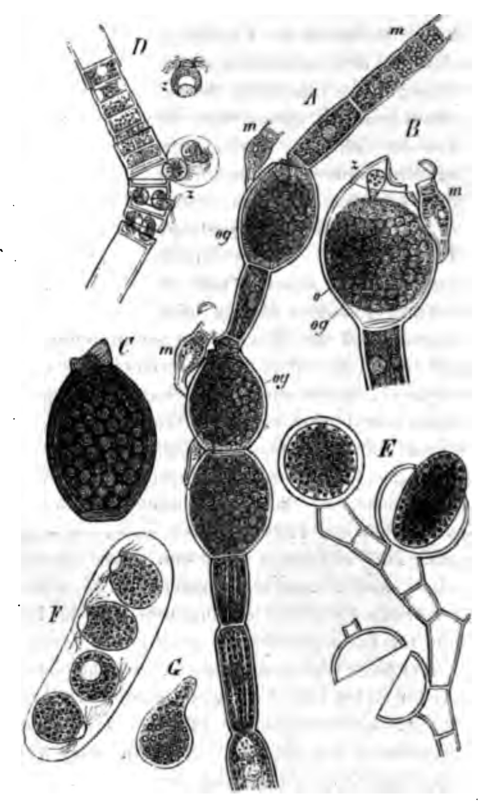


Fig. 163 ebenfalls nach Pringsheim. *A* Oedogonium ciliatum, mittlerer Theil eines geschlechtlichen Fadens (250) mit Antheridium *m* am oberen Ende, zwei befruchtete Oogonien *og*, nebst den Zwergmännchen *m*; *B* Oogonium von Oed. ciliatum im Augenblicke der Befruchtung, *o* die Befruchtungskugel, *z* das Spermatozoid im Begriff einzudringen, *m* Zwergmännchen; *C* reife Oospore derselben Pflanze. — *D* Stück des männlichen Fadens von Oed. gemelliparum, *z* Spermatozoiden. — *E* Ast eines überwinterten Pflänzchens von Bulbochaete intermedia, oben mit einem die Spore noch enthaltenden und einem sie eben entlassenden Oogonium, unten entleertes Oogonium; *F* die vier Schwärmsporen aus einer Oospore entstanden; *G* zur Ruhe gekommene Schwärmsporen aus einer Oospore.

oberen Tochterzelle einer eben getheilten vegetativen Zelle des Fadens, indem jene gleich nach der Theilung kugelig oder eiförmig anschwillt; bei Bulbochaete ist das Oogonium immer die unterste Zelle eines Fruchtastes, was bei dem oben genannten Wachsthumsgesetze derselben die eben genannte Regel nicht aufhebt, insofern die Mutterzelle eines Astes zugleich als dessen Basalzelle fungirt; das Oogonium von Bulbochaete ist niemals die erste Zelle eines Astes, da diese immer als Borste sich ausbildet. Das Oogonium füllt sich zunächst stärker als die übrigen Zellen mit Inhaltsstoffen an; unmittelbar vor der Befruchtung zieht sich der Protoplasmakörper zusammen und bildet, ähnlich wie bei Vaucheria die Befruchtungskugel, in deren Innerem die Chlorophyllkörner dicht zusammengedrängt sind; die der Oeffnung des Oogoniums zugekehrte Stelle der Kugel besteht bloss aus hyalinem

Protoplasma. Die Oeffnung des Oogoniums erfolgt auf verschiedene Weise; bei manchen Arten von Oedogonium und allen Bulbochaeten erhält die Haut desselben seitlich ein ovales Loch, aus welchem sich der farblose Theil der Oosphäre papillenartig hervordrängt, um das Spermatozoid in sich aufzunehmen. Bei einigen Oedogonien (Fig. 163 *A*, *B*) klappt dagegen die Oogonienzelle, ähnlich wie bei dem Entlassen der Schwärmsporen, auf, die sonst gerade Zellreihe des Fadens erscheint dann also an dieser Stelle gebrochen. An dem seitlichen Spalt tritt farbloser Schleim hervor; der sich unter den Augen des Beobachters zu einem offenen schnabelartigen Canal gestaltet (*B*, neben *z*), durch welchen das Spermatozoid eintritt; es vermischt sich mit dem hyalinen Theil des Protoplasmas der Eikugel, indem es zerfliesst. — Unmittelbar nach der Befruchtung umkleidet sich die Eikugel mit einer Haut, die sich später, gleich dem Inhalt, braun färbt; bei Bulbochaete wird der Inhalt der so gebildeten Oospore allein schön roth. Die Oospore bleibt in der Haut des Oogoniums eingeschlossen; dieses trennt sich von den Nachbarzellen des Fadens ab und sinkt zu Boden, wo die Oospore ihre Ruheperiode überdauert. — Wenn sie zu neuer Thätigkeit erwacht, so wächst sie nicht selbst zu einer neuen Pflanze aus, sondern ihr Inhalt theilt sich bei Bulbochaete, wo dieser Vorgang beobachtet ist, in vier Schwärmsporen, die sammt der inneren Oosporenhaut austreten und nach Auflösung derselben herumschwärmen; zur Ruhe gekommen, wächst jede zu einer Pflanze aus.

Die Coleochaeten[1] sind kleine (bis 1—2 Mill. grosse), aus verzweigten Zellreihen sich aufbauende chlorophyllgrüne Süsswasseralgen, welche in stehenden und langsam fliessenden Gewässern auf untergetauchten Pflanzentheilen (z. B. Equiseten) festsitzend, kreisrunde, dicht anliegende Scheiben oder polsterartige Stöcke bilden; ihr Chlorophyll nimmt die Form wandständiger Platten oder grösserer Klumpen an; den Namen Coleochaete (Scheidenhaar) verdankt die Gattung dem Umstande, dass gewisse Zellen des Thallus seitliche, in engen Scheiden steckende farblose Borstenhaare bilden (Fig. 164 *A*, *h*). — Vergleicht man die Wachsthumsverhältnisse der verschiedenen Arten, so zeigen sich zwei extreme Fälle, verbunden durch Uebergangsformen; das eine Extrem bildet C. divergens, die sich aus der Spore entwickelnd zunächst kriechende, unregelmässig verzweigte, gegliederte Fäden erzeugt, aus denen aufsteigende, ebenfalls unregelmässig verzweigte gegliederte Aeste entspringen; der ganze Thallus nimmt keine bestimmte Form an; bei C. pulvinata dagegen bildet er ein halbkugeliges Polster; die aus der Keimung hervorgehenden Zellfäden verzweigen sich in einer Ebene ziemlich unregelmässig, aber ungefähr eine Scheibe bildend;

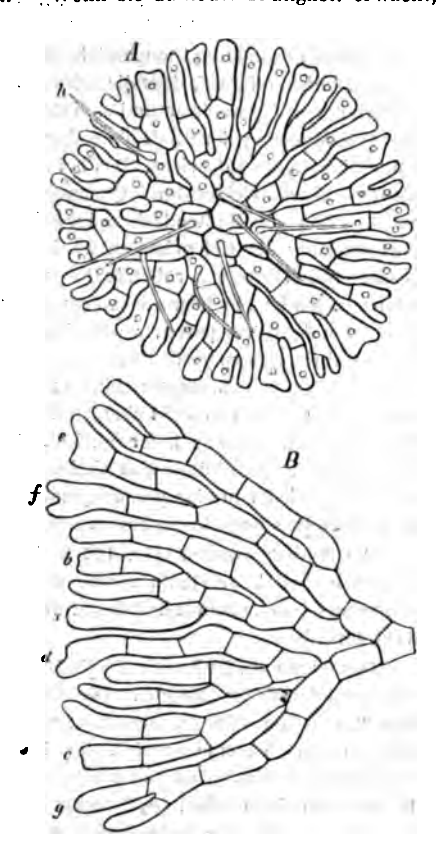


Fig. 164. *A* Coleochaete soluta, eine ungeschlechtliche Pflanze (250mal vergr.); *B* Stück einer solchen Scheibe. Die Buchstaben *a*—*g* zeigen die fortschreitende Dichotomie der Endzellen. (Nach Pringsheim.)

[1] Pringsheim in Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. II, p. 1.

kleiden, und nachdem sie sich von diesem abgeschlossen haben, abfallen; in ihnen sich die zahlreichen beweglichen Keimzellen (A. Braun l. c.)[1]. Noch weiter g Gliederung einer einzigen grossen Zelle bei der Gattung Caulerpa; sie bildet krie an der Spitze fortwachsende Stämme mit abwärts gehenden verzweigten Rhizoiden u gerichteten, laubblattähnlichen Zweigen.[2] — In wieder anderer Weise geschi Wachsthum eines einzelligen Thallus bei Acetabularia; hier hat die ein bis zwei Z Pflanze die Form eines schlanken Hutpilzes, dessen Stiel unten ein Rhizoid bilde einen Schirm trägt, der aus einer Scheibe dicht gedrängter Strahlen besteht, die ih radiale Aeste des Stieles sind; dieser schliesst oben nabelartig ab; auf der Basis der Zweige, den Nabel umgebend, steht ein Kranz doldenförmig verzweigter, gegliederter In den Strahlen des Schirms entstehen die ungeschlechtlichen Sporen (der Zellsaft Inulin). — Endlich soll hier noch die Udotea cyathiformis erwähnt werden; sie bild

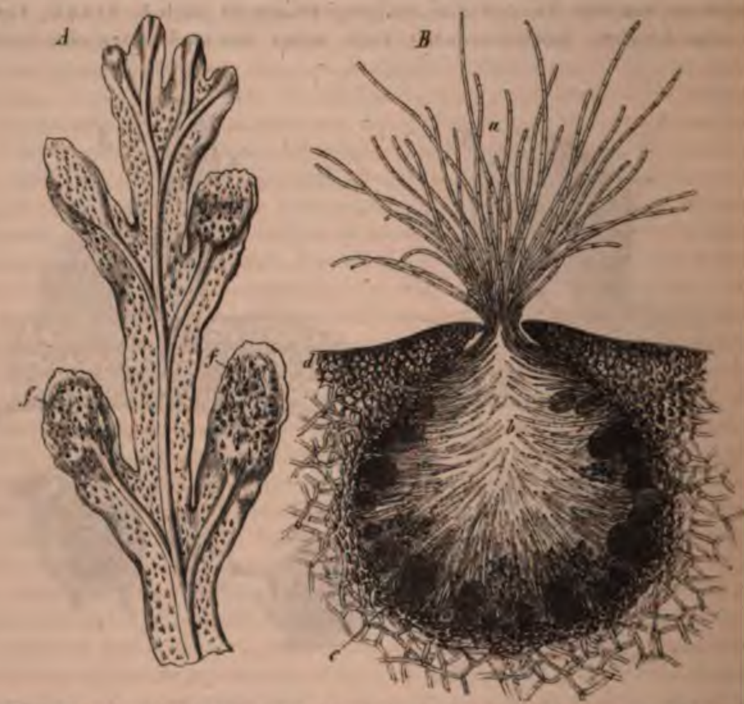


Fig. 160. Fucus platycarpus nach Thuret. *B* Ende eines grösseren Zweiges in natürl. Gr.; *ff* fertile *B* Querschnitt eines Behälters; *d* umgebende Hautgewebe; *a* die aus der Mündung hervorragende *b* innere Haare, *c* Oogonien, *e* Antheridien (vergl. Fig. 2).

gestielten, blattartigen Thallus, der Stiel 1/2, dieser 1/2—2 Zoll lang und breit, Dicke 1/1 Linie. Dem äusseren Anschein nach besteht sie aus einem Zellgewebe, in Wirk aus einer regelmässigen Zusammenlagerung von verzweigten Schläuchen, die, zwei schichten und eine Markschicht bildend, sämmtlich Verzweigungen einer Zelle sind neuere Algensysteme 177).

Die Fucaceen umfassen in der engen, von Thuret[3] angenommenen Umgrenzun Gattungen grosser Meeresalgen, deren oft viele Fuss lange Thallome eine grünbrau

1) Nägeli: Die neueren Algensysteme. Neuenburg 1867.
2) Zeitschrift für wiss. Bot. von Nägeli und Schleiden 1844. I. 134 ff.
3) G. Thuret in Ann. d. sc. nat. 1854. II. p. 197.

Protoplasma. Die Oeffnung des Oogoniums erfolgt auf verschiedene Weise; bei manchen Arten von Oedogonium und allen Bulbochaeten erhält die Haut desselben seitlich ein ovales Loch, aus welchem sich der farblose Theil der Oosphäre papillenartig hervordrängt, um das Spermatozoid in sich aufzunehmen. Bei einigen Oedogonien (Fig. 163 *A*, *B*) klappt dagegen die Oogonienzelle, ähnlich wie bei dem Entlassen der Schwärmsporen, auf, die sonst gerade Zellreihe des Fadens erscheint dann also an dieser Stelle gebrochen. An dem seitlichen Spalt tritt farbloser Schleim hervor, der sich unter den Augen des Beobachters zu einem offenen schnabelartigen Canal gestaltet (*B*, neben *z*), durch welchen das Spermatozoid eintritt; es vermischt sich mit dem hyalinen Theil des Protoplasmas der Eikugel, indem es zerfliesst. — Unmittelbar nach der Befruchtung umkleidet sich die Eikugel mit einer Haut, die sich später, gleich dem Inhalt, braun färbt; bei Bulbochaete wird der Inhalt der so gebildeten Oospore allein schön roth. Die Oospore bleibt in der Haut des Oogoniums eingeschlossen; dieses trennt sich von den Nachbarzellen des Fadens ab und sinkt zu Boden, wo die Oospore ihre Ruheperiode überdauert. — Wenn sie zu neuer Thätigkeit erwacht, so wächst sie nicht selbst zu einer neuen Pflanze aus, sondern ihr Inhalt theilt sich bei Bulbochaete, wo dieser Vorgang beobachtet ist, in vier Schwärmsporen, die sammt der inneren Oosporenhaut austreten und nach Auflösung derselben herumschwärmen; zur Ruhe gekommen, wächst jede zu einer Pflanze aus.

Die Coleochaeten[1]) sind kleine (bis 1—2 Mill. grosse), aus verzweigten Zellreihen sich aufbauende chlorophyllgrüne Süsswasseralgen, welche in stehenden und langsam fliessenden Gewässern auf untergetauchten Pflanzentheilen (z. B. Equiseten) festsitzend, kreisrunde, dicht anliegende Scheiben oder polsterartige Stöcke bilden; ihr Chlorophyll nimmt die Form wandständiger Platten oder grösserer Klumpen an; den Namen Coleochaete (Scheidenhaar) verdankt die Gattung dem Umstande, dass gewisse Zellen des Thallus seitliche, in engen Scheiden steckende farblose Borstenhaare bilden (Fig. 164 *A*, *h*). — Vergleicht man die Wachsthumsverhältnisse der verschiedenen Arten, so zeigen sich zwei extreme Fälle, verbunden durch Uebergangsformen; das eine Extrem bildet C. divergens, die sich aus der Spore entwickelnd zunächst kriechende, unregelmässig verzweigte, gegliederte Fäden erzeugt, aus denen aufsteigende, ebenfalls unregelmässig verzweigte gegliederte Aeste entspringen; der ganze Thallus nimmt keine bestimmte Form an; bei C. pulvinata dagegen bildet er ein halbkugeliges Polster; die aus der Keimung hervorgehenden Zellfäden verzweigen sich in einer Ebene ziemlich unregelmässig, aber ungefähr eine Scheibe bildend;

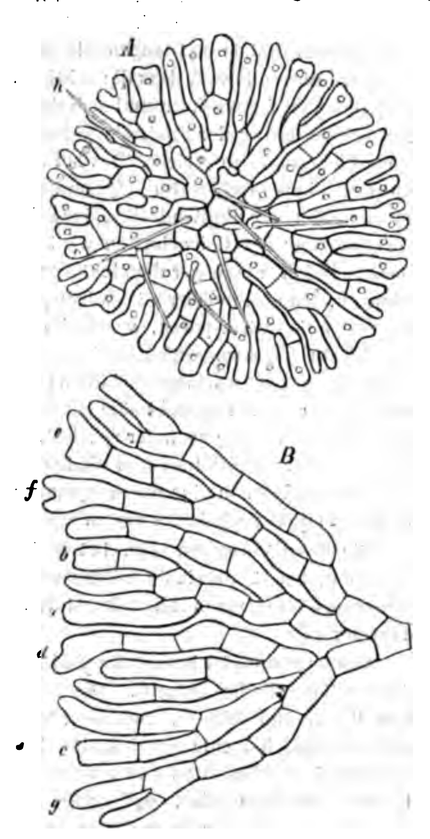


Fig. 164. *A* Coleochaete soluta, eine ungeschlechtliche Pflanze (250mal vergr.); *B* Stück einer solchen Scheibe. Die Buchstaben *a*—*g* zeigen die fortschreitende Dichotomie der Endzellen. (Nach Pringsheim.)

1) Pringsheim in Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. II, p. 1.

theilt sich, indem sie in die Länge fortwächst, in zwei Zellen, eine untere, die Stielzelle und eine obere, die das Oogonium darstellt, indem sie kugelig oder ellipsoidisch anschwill und sich mit dunkelfarbigem Protoplasma erfüllt. Dieser Protoplasmakörper des Oogonium bleibt bei einigen Gattungen (Pycnophycus, Himanthalia, Cystoseira, Halidrys) ungetheilt, der ganze Inhalt des Oogoniums bildet also eine Eikugel; bei anderen (Pelvetia) theilt e sich in zwei oder vier (Ozothallia vulgaris) oder acht (Fucus). — Die Befruchtung findet ausserhalb der Conceptakeln statt. Die Befruchtungskugeln (Eier) werden, umgeben vo einer inneren Haut des Oogoniums, entleert und treten durch die Oeffnung des Behälter nach aussen; ebenso lösen sich die Antheridien ab und sammeln sich vor dem Ostiolum haufenweise an, wenn die fertilen Zweige ausser Wasser in feuchter Luft liegen; kommen sie dann wieder mit Meerwasser in Berührung, so öffnen sich die Antheridien und entlassen die Spermatozoiden; die Eikugeln werden ebenso aus der sie noch umgebenden Hülle entlassen, die sich hierbei als aus zwei gesonderten Schichten bestehend erkennen lässt (Fig. 161 II). Die Spermatozoiden sammeln sich zahlreich um die Eier, hängen sich an ihnen fest, und wenn ihre Zahl hinreichend gross, ihre Beweglichkeit energisch ist, so versetzen sie die a sich träge, sehr grosse Eikugel in eine rotirende Bewegung, die etwa $^1/_2$ Stunde dauert. (



Fig. 161. Fucus vesiculosus nach Thuret. *A* ein mit Antheridien besetztes verzweigtes Haar, *B* Spermatozoiden; *I* ein Oogonium *og* nach der Theilung des Inhalts in acht Portionen (Eier), umgeben von einfachen Haaren *p*; *II* beginnende Entleerung der Eikugeln; die Haut *a* ist geplatzt, die innere *i* bereit sich zu öffnen (beide zusammen sind eine innere Schale der Oogonienhaut); *III* Eikugel umgeben von Spermatozoiden; *IV* u. *V* Keimung der Oospore (*B* 330, alle übrigen 160mal vergr.).

Spermatozoiden in die Eikugel eindringen, lässt Thuret unentschieden; die Analogie mit den von Pringsheim beobachteten Vorgängen bei Vaucheria und Oedogonium lässt aber wohl kaum daran zweifeln, dass eines oder einige ihre Substanz mit der der nackten Protoplasmakugel vermischen. Kurze Zeit nach jenen Vorgängen umgiebt sich die Oospore mit einer Zellhaut, sie setzt sich an irgend einem Körper fest und beginnt, ohne eine Ruheperiode durchzumachen, zu keimen, indem sie sich verlängernd zunächst eine Quertheilung erleidet, auf welche nun zahlreiche andere Theilungen folgen; der so entstehende Gewebe-Körper treibt an der Berührungsstelle ein wurzelähnliches hyalines Haftorgan, während das freie dicke Ende (Fig. 161 *IV*) den fortwachsenden Scheitel bildet. Die Entwickelung eines fertilen Thallus aus der Oospore ist noch nicht beobachtet, der ganze Formenkreis der Faceen also noch nicht sicher festgestellt.

Protoplasma. Die Oeffnung des Oogoniums erfolgt auf verschiedene Weise; bei manchen Arten von Oedogonium und allen Bulbochaeten erhält die Haut desselben seitlich ein ovales Loch, aus welchem sich der farblose Theil der Oosphäre papillenartig hervordrängt, um das Spermatozoid in sich aufzunehmen. Bei einigen Oedogonien (Fig. 163 *A*, *B*) klappt dagegen die Oogonienzelle, ähnlich wie bei dem Entlassen der Schwärmsporen, auf, die sonst gerade Zellreihe des Fadens erscheint dann also an dieser Stelle gebrochen. An dem seitlichen Spalt tritt farbloser Schleim hervor; der sich unter den Augen des Beobachters zu einem offenen schnabelartigen Canal gestaltet (*B*, neben *z*), durch welchen das Spermatozoid eintritt; es vermischt sich mit dem hyalinen Theil des Protoplasmas der Eikugel, indem es zerfliesst. — Unmittelbar nach der Befruchtung umkleidet sich die Eikugel mit einer Haut, die sich später, gleich dem Inhalt, braun färbt; bei Bulbochaete wird der Inhalt der so gebildeten Oospore allein schön roth. Die Oospore bleibt in der Haut des Oogoniums eingeschlossen; dieses trennt sich von den Nachbarzellen des Fadens ab und sinkt zu Boden, wo die Oospore ihre Ruheperiode überdauert. — Wenn sie zu neuer Thätigkeit erwacht, so wächst sie nicht selbst zu einer neuen Pflanze aus, sondern ihr Inhalt theilt sich bei Bulbochaete, wo dieser Vorgang beobachtet ist, in vier Schwärmsporen, die sammt der inneren Oosporenhaut austreten und nach Auflösung derselben herumschwärmen; zur Ruhe gekommen, wächst jede zu einer Pflanze aus.

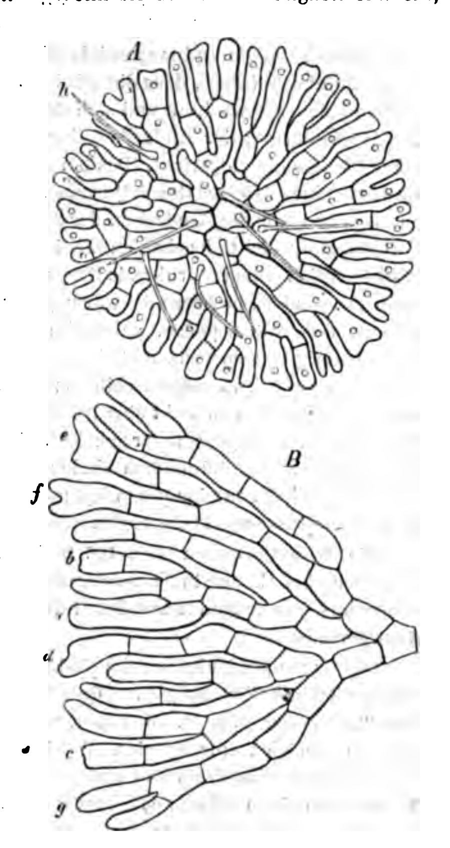


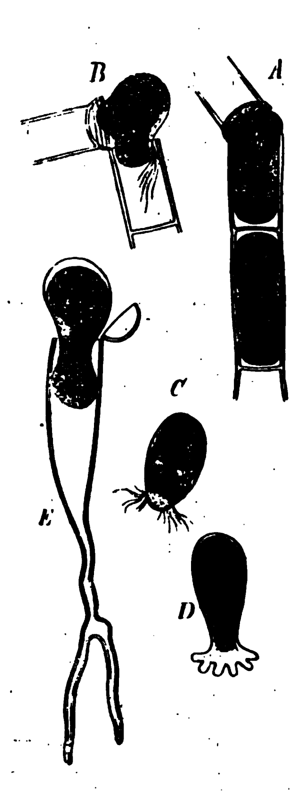
Fig. 164. *A* Coleochaete soluta, eine ungeschlechtliche Pflanze (250mal vergr.); *B* Stück einer solchen Scheibe. Die Buchstaben *a*–*g* zeigen die fortschreitende Dichotomie der Endzellen. (Nach Pringsheim.)

Die Coleochaeten[1] sind kleine (bis 1—2 Mill. grosse), aus verzweigten Zellreihen sich aufbauende chlorophyllgrüne Süsswasseralgen, welche in stehenden und langsam fliessenden Gewässern auf untergetauchten Pflanzentheilen (z. B. Equiseten) festsitzend, kreisrunde, dicht anliegende Scheiben oder polsterartige Stöcke bilden; ihr Chlorophyll nimmt die Form wandständiger Platten oder grösserer Klumpen an; den Namen Coleochaete (Scheidenhaar) verdankt die Gattung dem Umstande, dass gewisse Zellen des Thallus seitliche, in engen Scheiden steckende farblose Borstenhaare bilden (Fig. 164 *A*, *h*). — Vergleicht man die Wachsthumsverhältnisse der verschiedenen Arten, so zeigen sich zwei extreme Fälle, verbunden durch Uebergangsformen; das eine Extrem bildet C. divergens, die sich aus der Spore entwickelnd zunächst kriechende, unregelmässig verzweigte, gegliederte Fäden erzeugt, aus denen aufsteigende, ebenfalls unregelmässig verzweigte gegliederte Aeste entspringen; der ganze Thallus nimmt keine bestimmte Form an; bei C. pulvinata dagegen bildet er ein halbkugeliges Polster; die aus der Keimung hervorgehenden Zellfäden verzweigen sich in einer Ebene ziemlich unregelmässig, aber ungefähr eine Scheibe bildend;

---

1) Pringsheim in Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. II, p. 1.

auf einer bestimmten Stelle der weiblichen Pflanze, auf dem Oogonium oder neben diese fest, um nach ihrer Keimung sofort die Antheridiumzellen und in diesen die Spermatozoid zu erzeugen (Fig. 163 *A, B, m, m*). — Das Oogonium entwickelt sich immer aus d



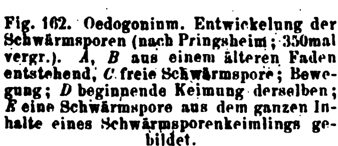


Fig. 162. Oedogonium. Entwickelung der Schwärmsporen (nach Pringsheim; 350mal vergr.). *A*, *B* aus einem älteren Faden entstehend, *C* freie Schwärmspore; Bewegung; *D* beginnende Keimung derselben; *E* eine Schwärmspore aus dem ganzen Inhalte eines Schwärmsporenkeimlings gebildet.

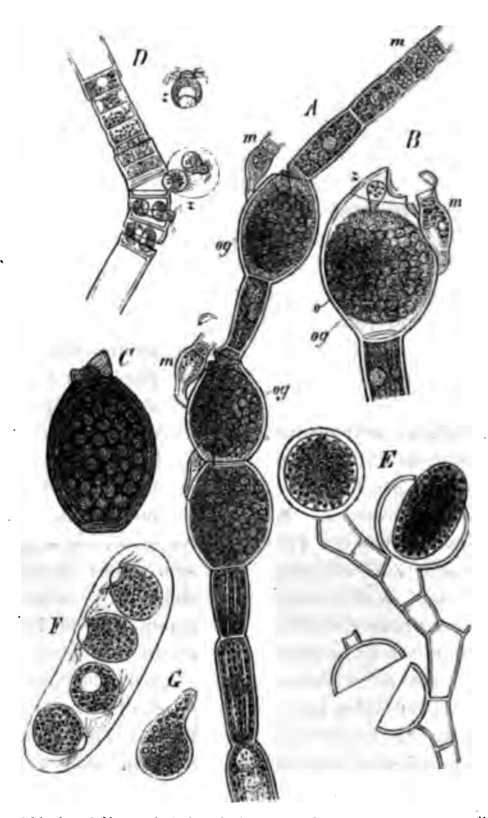


Fig. 163 ebenfalls nach Pringsheim. *A* Oedogonium ciliatum, mitt lerer Theil eines geschlechtlichen Fadens (250) mit Antheridiu *m* am oberen Ende, zwei befruchtete Oogonien *og*, nebst de Zwergmännchen *m*; *B* Oogonium von Oed. ciliatum im Augenblic der Befruchtung, *o* die Befruchtungskugel, *z* das Spermatozoid i Begriff einzudringen, *m* Zwergmännchen; *C* reife Oospore derse ben Pflanze. — *D* Stück des männlichen Fadens von Oed. gemell parum, *z* Spermatozoiden. — *E* Ast eines überwinterten Pflänz chens von Bulbochaete intermedia, oben mit einem die Spore noc enthaltenden und einem sie eben entlassenden Oogonium, unte entleertes Oogonium; *F* die vier Schwärmsporen aus einer Oospo entstanden; *G* zur Ruhe gekommene Schwärmsporen aus ein Oospore.

oberen Tochterzelle einer eben getheilten vegetativen Zelle des Fadens, indem jene gleic nach der Theilung kugelig oder eiförmig anschwillt; bei Bulbochaete ist das Oogoniu immer die unterste Zelle eines Fruchtastes, was bei dem oben genannten Wachsthum gesetze derselben die eben genannte Regel nicht aufhebt, insofern die Mutterzelle ein Astes zugleich als dessen Basalzelle fungirt; das Oogonium von Bulbochaete ist niemals di erste Zelle eines Astes, da diese immer als Borste sich ausbildet. Das Oogonium füllt sic zunächst stärker als die übrigen Zellen mit Inhaltsstoffen an; unmittelbar vor der Befruch tung zieht sich der Protoplasmakörper zusammen und bildet, ähnlich wie bei Vaucheria die Befruchtungskugel, in deren Innerem die Chlorophyllkörner dicht zusammengedräng sind; die der Oeffnung des Oogoniums zugekehrte Stelle der Kugel besteht bloss aus hyalinen

Protoplasma. Die Oeffnung des Oogoniums erfolgt auf verschiedene Weise; bei manchen Arten von Oedogonium und allen Bulbochaeten erhält die Haut desselben seitlich ein ovales Loch, aus welchem sich der farblose Theil der Oosphäre papillenartig hervordrängt, um das Spermatozoid in sich aufzunehmen. Bei einigen Oedogonien (Fig. 163 *A*, *B*) klappt dagegen die Oogonienzelle, ähnlich wie bei dem Entlassen der Schwärmsporen, auf, die sonst gerade Zellreihe des Fadens erscheint dann also an dieser Stelle gebrochen. An dem seitlichen Spalt tritt farbloser Schleim hervor, der sich unter den Augen des Beobachters zu einem offenen schnabelartigen Canal gestaltet (*B*, neben *z*), durch welchen das Spermatozoid eintritt; es vermischt sich mit dem hyalinen Theil des Protoplasmas der Eikugel, indem es zerfliesst. — Unmittelbar nach der Befruchtung umkleidet sich die Eikugel mit einer Haut, die sich später, gleich dem Inhalt, braun färbt; bei Bulbochaete wird der Inhalt der so gebildeten Oospore allein schön roth. Die Oospore bleibt in der Haut des Oogoniums eingeschlossen; dieses trennt sich von den Nachbarzellen des Fadens ab und sinkt zu Boden, wo die Oospore ihre Ruheperiode überdauert. — Wenn sie zu neuer Thätigkeit erwacht, so wächst sie nicht selbst zu einer neuen Pflanze aus, sondern ihr Inhalt theilt sich bei Bulbochaete, wo dieser Vorgang beobachtet ist, in vier Schwärmsporen, die sammt der inneren Oosporenhaut austreten und nach Auflösung derselben herumschwärmen; zur Ruhe gekommen, wächst jede zu einer Pflanze aus.

Die Coleochaeten[1] sind kleine (bis 1—2 Mill. grosse), aus verzweigten Zellreihen sich aufbauende chlorophyllgrüne Süsswasseralgen, welche in stehenden und langsam fliessenden Gewässern auf untergetauchten Pflanzentheilen (z. B. Equiseten) festsitzend, kreisrunde, dicht anliegende Scheiben oder polsterartige Stöcke bilden; ihr Chlorophyll nimmt die Form wandständiger Platten oder grösserer Klumpen an; den Namen Coleochaete (Scheidenhaar) verdankt die Gattung dem Umstande, dass gewisse Zellen des Thallus seitliche, in engen Scheiden steckende farblose Borstenhaare bilden (Fig. 164 *A*, *h*). — Vergleicht man die Wachsthumsverhältnisse der verschiedenen Arten, so zeigen sich zwei extreme Fälle, verbunden durch Uebergangsformen; das eine Extrem bildet C. divergens, die sich aus der Spore entwickelnd zunächst kriechende, unregelmässig verzweigte, gegliederte Fäden erzeugt, aus denen aufsteigende, ebenfalls unregelmässig verzweigte gegliederte Aeste entspringen; der ganze Thallus nimmt keine bestimmte Form an; bei C. pulvinata dagegen bildet er ein halbkugeliges Polster; die aus der Keimung hervorgehenden Zellfäden verzweigen sich in einer Ebene ziemlich unregelmässig, aber ungefähr eine Scheibe bildend;

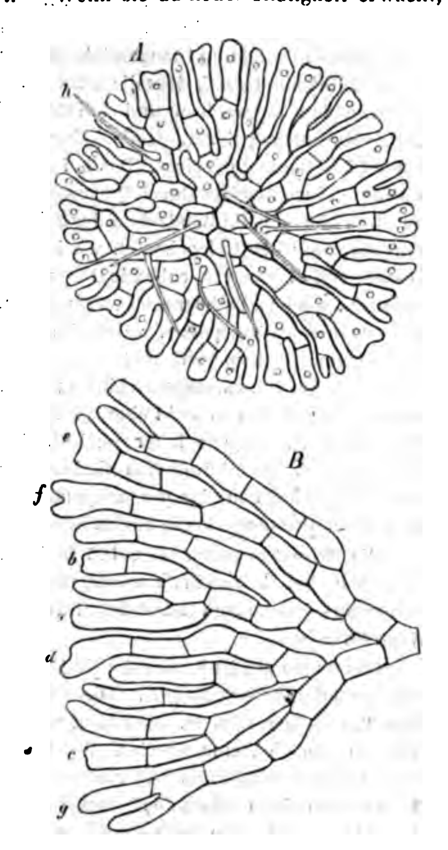


Fig. 164. *A* Coleochaete soluta, eine ungeschlechtliche Pflanze (250mal vergr.); *B* Stück einer solchen Scheibe. Die Buchstaben *a*—*g* zeigen die fortschreitende Dichotomie der Endzellen. (Nach Pringsheim.)

---

[1] Pringsheim in Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. II, p. 1.

auf einer bestimmten Stelle der weiblichen Pflanze, auf dem Oogonium oder neben diesei fest, um nach ihrer Keimung sofort die Antheridiumzellen und in diesen die Spermatozoid zu erzeugen (Fig. 163 *A*, *B*, *m*, *m*). — Das Oogonium entwickelt sich immer aus d

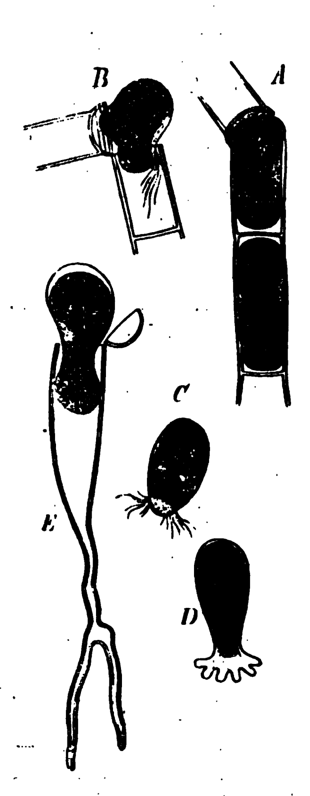


Fig. 162. Oedogonium. Entwickelung der Schwärmsporen (nach Pringsheim; 350mal vergr.). *A*, *B* aus einem älteren Faden entstehend; *C* freie Schwärmspore; Bewegung; *D* beginnende Keimung derselben; *E* eine Schwärmspore aus dem ganzen Inhalte eines Schwärmsporenkeimlings gebildet.

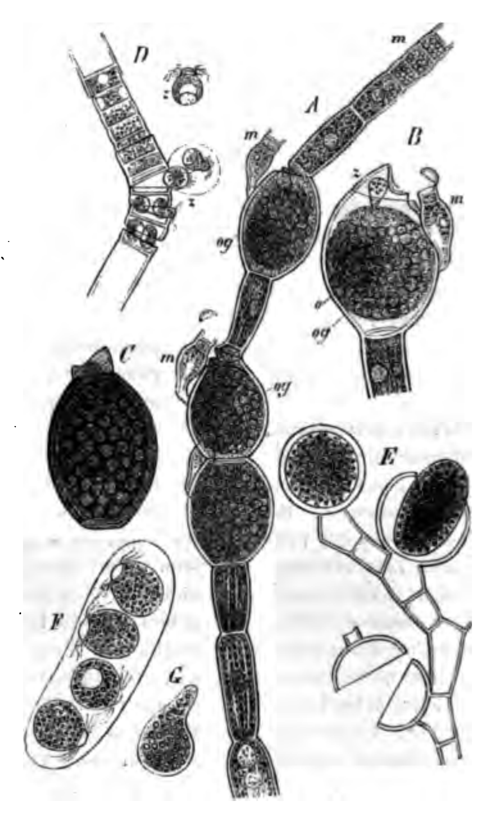


Fig. 163 ebenfalls nach Pringsheim. *A* Oedogonium ciliatum, mitt lerer Theil eines geschlechtlichen Fadens (250) mit Antheridiu *m* am oberen Ende, zwei befruchtete Oogonien *og*, nebst de Zwergmännchen *m*; *B* Oogonium von Oed. ciliatum im Augenblic der Befruchtung, *o* die Befruchtungskugel, *z* das Spermatozoid i Begriff einzudringen, *m* Zwergmännchen; *C* reife Oospore derse ben Pflanze. — *D* Stück des männlichen Fadens von Oed. gemell parum, *z* Spermatozoiden. — *E* Ast eines überwinterten Pflänz chens von Bulbochaete intermedia, oben mit einem die Spore noc enthaltenden und einem sie eben entlassenden Oogonium, unte entleertes Oogonium; *F* die vier Schwärmsporen aus einer Oospo entstanden; *G* zur Ruhe gekommene Schwärmsporen aus ein Oospore.

oberen Tochterzelle einer eben getheilten vegetativen Zelle des Fadens, indem jene gleic nach der Theilung kugelig oder eiförmig anschwillt; bei Bulbochaete ist das Oogoniu immer die unterste Zelle eines Fruchtastes, was bei dem oben genannten Wachsthum gesetze derselben die eben genannte Regel nicht aufhebt, insofern die Mutterzelle ein Astes zugleich als dessen Basalzelle fungirt; das Oogonium von Bulbochaete ist niemals di erste Zelle eines Astes, da diese immer als Borste sich ausbildet. Das Oogonium füllt sic zunächst stärker als die übrigen Zellen mit Inhaltsstoffen an; unmittelbar vor der Befruch tung zieht sich der Protoplasmakörper zusammen und bildet, ähnlich wie bei Vaucheria die Befruchtungskugel, in deren Innerem die Chlorophyllkörner dicht zusammengedräng sind; die der Oeffnung des Oogoniums zugekehrte Stelle der Kugel besteht bloss aus hyalinen

Protoplasma. Die Oeffnung des Oogoniums erfolgt auf verschiedene Weise; bei manchen Arten von Oedogonium und allen Bulbochaeten erhält die Haut desselben seitlich ein ovales Loch, aus welchem sich der farblose Theil der Oosphäre papillenartig hervordrängt, um das Spermatozoid in sich aufzunehmen. Bei einigen Oedogonien (Fig. 163 *A*, *B*) klappt dagegen die Oogonienzelle, ähnlich wie bei dem Entlassen der Schwärmsporen, auf, die sonst gerade Zellreihe des Fadens erscheint dann also an dieser Stelle gebrochen. Au dem seitlichen Spalt tritt farbloser Schleim hervor, der sich unter den Augen des Beobachters zu einem offenen schnabelartigen Canal gestaltet (*B*, neben *z*), durch welchen das Spermatozoid eintritt; es vermischt sich mit dem hyalinen Theil des Protoplasmas der Eikugel, indem es zerfliesst. — Unmittelbar nach der Befruchtung umkleidet sich die Eikugel mit einer Haut, die sich später, gleich dem Inhalt, braun färbt; bei Bulbochaete wird der Inhalt der so gebildeten Oospore allein schön roth. Die Oospore bleibt in der Haut des Oogoniums eingeschlossen; dieses trennt sich von den Nachbarzellen des Fadens ab und sinkt zu Boden, wo die Oospore ihre Ruheperiode überdauert. — Wenn sie zu neuer Thätigkeit erwacht, so wächst sie nicht selbst zu einer neuen Pflanze aus, sondern ihr Inhalt theilt sich bei Bulbochaete, wo dieser Vorgang beobachtet ist, in vier Schwärmsporen, die sammt der inneren Oosporenhaut austreten und nach Auflösung derselben herumschwärmen; zur Ruhe gekommen, wächst jede zu einer Pflanze aus.

Die Coleochaeten[1] sind kleine (bis 1—2 Mill. grosse), aus verzweigten Zellreihen sich aufbauende chlorophyllgrüne Süsswasseralgen, welche in stehenden und langsam fliessenden Gewässern auf untergetauchten Pflanzentheilen (z. B. Equiseten) festsitzend, kreisrunde, dicht anliegende Scheiben oder polsterartige Stöcke bilden; ihr Chlorophyll nimmt die Form wandständiger Platten oder grösserer Klumpen an; den Namen Coleochaete (Scheidenhaar) verdankt die Gattung dem Umstande, dass gewisse Zellen des Thallus seitliche, in engen Scheiden steckende farblose Borstenhaare bilden (Fig. 164 *A*, *h*). — Vergleicht man die Wachsthumsverhältnisse der verschiedenen Arten, so zeigen sich zwei extreme Fälle, verbunden durch Uebergangsformen; das eine Extrem bildet C. divergens, die sich aus der Spore entwickelnd zunächst kriechende, unregelmässig verzweigte, gegliederte Fäden erzeugt, aus denen aufsteigende, ebenfalls unregelmässig verzweigte gegliederte Aeste entspringen; der ganze Thallus nimmt keine bestimmte Form an; bei C. pulvinata dagegen bildet er ein halbkugeliges Polster; die aus der Keimung hervorgehenden Zellfäden verzweigen sich in einer Ebene ziemlich unregelmässig, aber ungefähr eine Scheibe bildend;

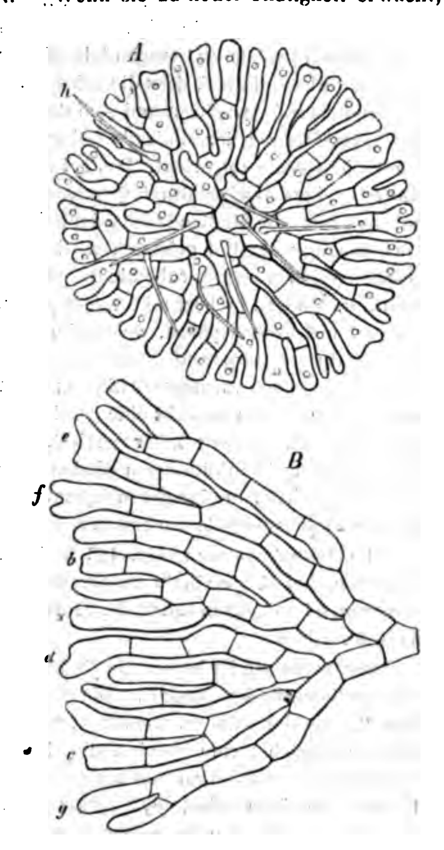


Fig. 164. *A* Coleochaete soluta, eine ungeschlechtliche Pflanze (250mal vergr.); *B* Stück einer solchen Scheibe. Die Buchstaben *a*—*g* zeigen die fortschreitende Dichotomie der Endzellen. (Nach Pringsheim.)

---

[1] Pringsheim in Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. II, p. 1.

auf einer bestimmten Stelle der weiblichen Pflanze, auf dem Oogonium oder neben diese fest, um nach ihrer Keimung sofort die Antheridiumzellen und in diesen die Spermatozoide zu erzeugen (Fig. 163 *A, B, m, m*). — Das Oogonium entwickelt sich immer aus d

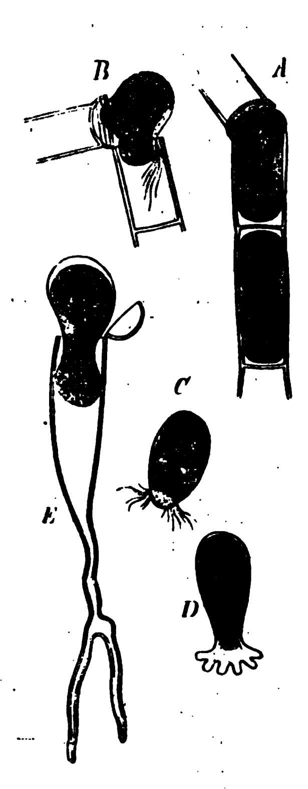


Fig. 162. Oedogonium. Entwickelung der Schwärmsporen (nach Pringsheim; 350mal vergr.). *A, B* aus einem älteren Faden entstehend, *C* freie Schwärmspore; Bewegung; *D* beginnende Keimung derselben; *E* eine Schwärmspore aus dem ganzen Inhalte eines Schwärmsporenkeimlings gebildet.

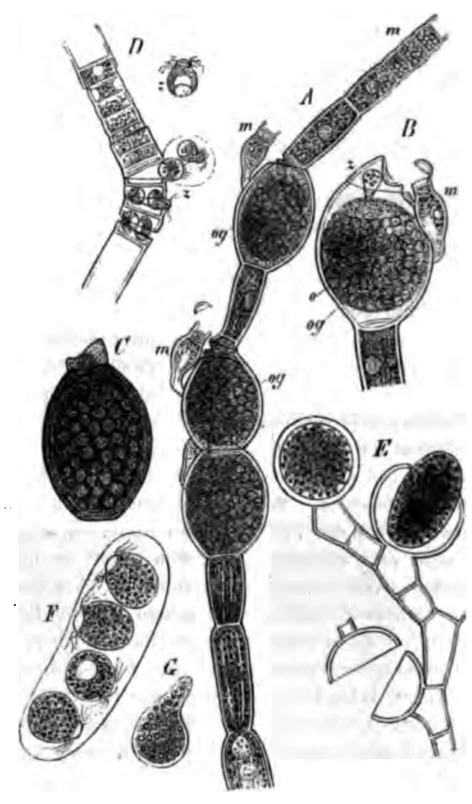


Fig. 163 ebenfalls nach Pringsheim. *A* Oedogonium ciliatum, mitt lerer Theil eines geschlechtlichen Fadens (250) mit Antheridiu *m* am oberen Ende, zwei befruchtete Oogonien *og*, nebst de Zwergmännchen *m*; *B* Oogonium von Oed. ciliatum im Augenblic der Befruchtung, *o* die Befruchtungskugel, *z* das Spermatozoid i Begriff einzudringen, *m* Zwergmännchen; *C* reife Oospore derse ben Pflanze. — *D* Stück des männlichen Fadens von Oed. gemell parum, *z* Spermatozoiden. — *E* Ast eines überwinterten Pfläna chens von Bulbochaete intermedia, oben mit einem die Spore noc enthaltenden und einem sie eben entlassenden Oogonium, unte entleertes Oogonium; *F* die vier Schwärmsporen aus einer Oospo entstanden; *G* zur Ruhe gekommene Schwärmsporen aus eine Oospore.

oberen Tochterzelle einer eben getheilten vegetativen Zelle des Fadens, indem jene gleic nach der Theilung kugelig oder eiförmig anschwillt; bei Bulbochaete ist das Oogoniu immer die unterste Zelle eines Fruchtastes, was bei dem oben genannten Wachsthums gesetze derselben die eben genannte Regel nicht aufhebt, insofern die Mutterzelle eine Astes zugleich als dessen Basalzelle fungirt; das Oogonium von Bulbochaete ist niemals di erste Zelle eines Astes, da diese immer als Borste sich ausbildet. Das Oogonium füllt sic zunächst stärker als die übrigen Zellen mit Inhaltsstoffen an; unmittelbar vor der Befruch tung zieht sich der Protoplasmakörper zusammen und bildet, ähnlich wie bei Vaucheria die Befruchtungskugel, in deren Innerem die Chlorophyllkörner dicht zusammengedräng sind; die der Oeffnung des Oogoniums zugekehrte Stelle der Kugel besteht bloss aus hyalinen

Protoplasma. Die Oeffnung des Oogoniums erfolgt auf verschiedene Weise; bei manchen Arten von Oedogonium und allen Bulbochaeten erhält die Haut desselben seitlich ein ovales Loch, aus welchem sich der farblose Theil der Oosphäre papillenartig hervordrängt, um das Spermatozoid in sich aufzunehmen. Bei einigen Oedogonien (Fig. 163 *A*, *B*, klappt dagegen die Oogonienzelle, ähnlich wie bei dem Entlassen der Schwärmsporen, auf, die sonst gerade Zellreihe des Fadens erscheint dann also an dieser Stelle gebrochen. An dem seitlichen Spalt tritt farbloser Schleim hervor, der sich unter den Augen des Beobachters zu einem offenen schnabelartigen Canal gestaltet (*B*, neben *z*), durch welchen das Spermatozoid eintritt; es vermischt sich mit dem hyalinen Theil des Protoplasmas der Eikugel, indem es zerfliesst. — Unmittelbar nach der Befruchtung umkleidet sich die Eikugel mit einer Haut, die sich später, gleich dem Inhalt, braun färbt, bei Bulbochaete wird der Inhalt der so gebildeten Oospore allein schön roth. Die Oospore bleibt in der Haut des Oogoniums eingeschlossen; dieses trennt sich von den Nachbarzellen des Fadens ab und sinkt zu Boden, wo die Oospore ihre Ruheperiode überdauert. — Wenn sie zu neuer Thätigkeit erwacht, so wächst sie nicht selbst zu einer neuen Pflanze aus, sondern ihr Inhalt theilt sich bei Bulbochaete, wo dieser Vorgang beobachtet ist, in vier Schwärmsporen, die sammt der inneren Oosporenhaut austreten und nach Auflösung derselben herumschwärmen; zur Ruhe gekommen, wächst jede zu einer Pflanze aus.

Die Coleochaeten[1] sind kleine (bis 1—2 Mill. grosse), aus verzweigten Zellreihen sich aufbauende chlorophyllgrüne Süsswasseralgen, welche in stehenden und langsam fliessenden Gewässern auf untergetauchten Pflanzentheilen (z. B. Equiseten) festsitzend, kreisrunde, dicht anliegende Scheiben oder polsterartige Stöcke bilden; ihr Chlorophyll nimmt die Form wandständiger Platten oder grösserer Klumpen an; den Namen Coleochaete (Scheidenhaar) verdankt die Gattung dem Umstande, dass gewisse Zellen des Thallus seitliche, in engen Scheiden steckende farblose Borstenhaare bilden (Fig. 164 *A*, *h*). — Vergleicht man die Wachsthumsverhältnisse der verschiedenen Arten, so zeigen sich zwei extreme Fälle, verbunden durch Uebergangsformen; das eine Extrem bildet C. divergens, die sich aus der Spore entwickelnd zunächst kriechende, unregelmässig verzweigte, gegliederte Fäden erzeugt, aus denen aufsteigende, ebenfalls unregelmässig verzweigte gegliederte Aeste entspringen; der ganze Thallus nimmt keine bestimmte Form an; bei C. pulvinata dagegen bildet er ein halbkugeliges Polster; die aus der Keimung hervorgehenden Zellfäden verzweigen sich in einer Ebene ziemlich unregelmässig, aber ungefähr eine Scheibe bildend;

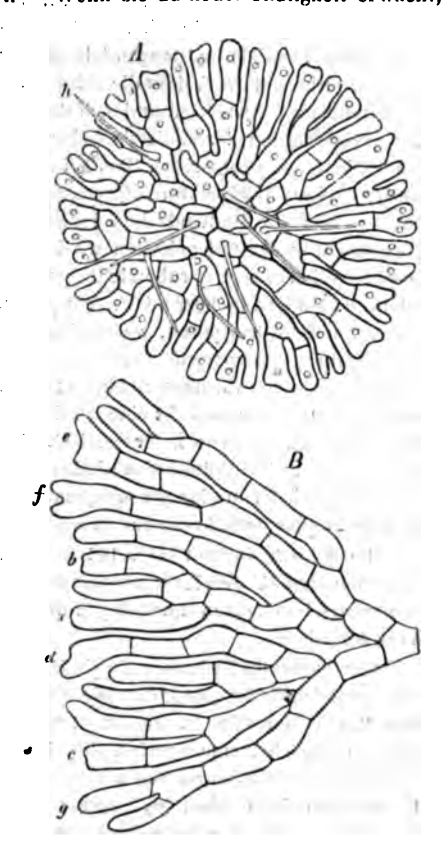


Fig. 164. *A* Coleochaete soluta, eine ungeschlechtliche Pflanze (250mal vergr.); *B* Stück einer solchen Scheibe. Die Buchstaben *a*—*g* zeigen die fortschreitende Dichotomie der Endzellen. (Nach Pringsheim.)

[1] Pringsheim in Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. II, p. 1.

auf einer bestimmten Stelle der weiblichen Pflanze, auf dem Oogonium oder neben diesei fest, um nach ihrer Keimung sofort die Antheridiumzellen und in diesen die Spermatozoide zu erzeugen (Fig. 163 *A*, *B*, *m*, *m*). — Das Oogonium entwickelt sich immer aus d(

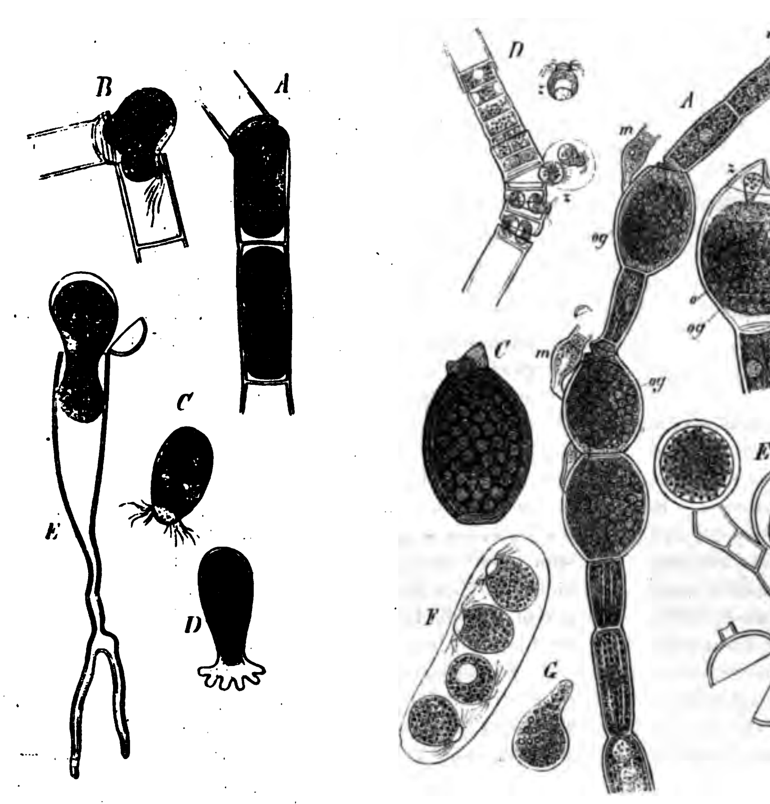


Fig. 162. Oedogonium. Entwickelung der Schwärmsporen (nach Pringsheim; 350mal vergr.). *A*, *B* aus einem älteren Faden entstehend, *C* freie Schwärmspore; Bewegung; *D* beginnende Keimung derselben; *E* eine Schwärmspore aus dem ganzen Inhalte eines Schwärmsporenkeimlings gebildet.

Fig. 163 ebenfalls nach Pringsheim. *A* Oedogonium ciliatum, mit lerer Theil eines geschlechtlichen Fadens (250) mit Antheridiu *m* am oberen Ende, zwei befruchtete Oogonien *og*, nebst de Zwergmännchen *m*; *B* Oogonium von Oed. ciliatum im Augenblic der Befruchtung, *o* die Befruchtungskugel, *z* das Spermatozoid i Begriff einzudringen, *m* Zwergmännchen; *C* reife Oospore derse ben Pflanze. — *D* Stück des männlichen Fadens von Oed. gemell parum, *z* Spermatozoiden. — *E* Ast eines überwinterten Pflänz chens von Bulbochaete intermedia, oben mit einem die Spore noc enthaltenden und einem sie eben entlassenden Oogonium, unte entleertes Oogonium; *F* die vier Schwärmsporen aus einer Oospo entstanden; *G* zur Ruhe gekommene Schwärmsporen aus ein Oospore.

oberen Tochterzelle einer eben getheilten vegetativen Zelle des Fadens, indem jene gleic nach der Theilung kugelig oder eiförmig anschwillt; bei Bulbochaete ist das Oogoniu immer die unterste Zelle eines Fruchtastes, was bei dem oben genannten Wachsthums gesetze derselben die eben genannte Regel nicht aufhebt, insofern die Mutterzelle eine Astes zugleich als dessen Basalzelle fungirt; das Oogonium von Bulbochaete ist niemals di erste Zelle eines Astes, da diese immer als Borste sich ausbildet. Das Oogonium füllt sic zunächst stärker als die übrigen Zellen mit Inhaltsstoffen an; unmittelbar vor der Befruch tung zieht sich der Protoplasmakörper zusammen und bildet, ähnlich wie bei Vaucheria die Befruchtungskugel, in deren Innerem die Chlorophyllkörner dicht zusammengedräng sind; die der Oeffnung des Oogoniums zugekehrte Stelle der Kugel besteht bloss aus hyalinen

Protoplasma. Die Oeffnung des Oogoniums erfolgt auf verschiedene Weise; bei manchen Arten von Oedogonium und allen Bulbochaeten erhält die Haut desselben seitlich ein ovales Loch, aus welchem sich der farblose Theil der Oosphäre papillenartig hervordrängt, um das Spermatozoid in sich aufzunehmen. Bei einigen Oedogonien (Fig. 163 *A*, *B*) klappt dagegen die Oogonienzelle, ähnlich wie bei dem Entlassen der Schwärmsporen, auf, die sonst gerade Zellreihe des Fadens erscheint dann also an dieser Stelle gebrochen. An dem seitlichen Spalt tritt farbloser Schleim hervor, der sich unter den Augen des Beobachters zu einem offenen schnabelartigen Canal gestaltet (*B*, neben *z*), durch welchen das Spermatozoid eintritt; es vermischt sich mit dem hyalinen Theil des Protoplasmas der Eikugel, indem es zerfliesst. — Unmittelbar nach der Befruchtung umkleidet sich die Eikugel mit einer Haut, die sich später, gleich dem Inhalt, braun färbt; bei Bulbochaete wird der Inhalt der so gebildeten Oospore allein schön roth. Die Oospore bleibt in der Haut des Oogoniums eingeschlossen; dieses trennt sich von den Nachbarzellen des Fadens ab und sinkt zu Boden, wo die Oospore ihre Ruheperiode überdauert. — Wenn sie zu neuer Thätigkeit erwacht, so wächst sie nicht selbst zu einer neuen Pflanze aus, sondern ihr Inhalt theilt sich bei Bulbochaete, wo dieser Vorgang beobachtet ist, in vier Schwärmsporen, die sammt der inneren Oosporenhaut austreten und nach Auflösung derselben herumschwärmen; zur Ruhe gekommen, wächst jede zu einer Pflanze aus.

Die Coleochaeten[1] sind kleine (bis 1—2 Mill. grosse), aus verzweigten Zellreihen sich aufbauende chlorophyllgrüne Süsswasseralgen, welche in stehenden und langsam fliessenden Gewässern auf untergetauchten Pflanzentheilen (z. B. Equiseten) festsitzend, kreisrunde, dicht anliegende Scheiben oder polsterartige Stöcke bilden; ihr Chlorophyll nimmt die Form wandständiger Platten oder grösserer Klumpen an; den Namen Coleochaete (Scheidenhaar) verdankt die Gattung dem Umstande, dass gewisse Zellen des Thallus seitliche, in engen Scheiden steckende farblose Borstenhaare bilden (Fig. 164 *A*, *h*). — Vergleicht man die Wachsthumsverhältnisse der verschiedenen Arten, so zeigen sich zwei extreme Fälle, verbunden durch Uebergangsformen; das eine Extrem bildet C. divergens, die sich aus der Spore entwickelnd zunächst kriechende, unregelmässig verzweigte, gegliederte Fäden erzeugt, aus denen aufsteigende, ebenfalls unregelmässig verzweigte gegliederte Aeste entspringen; der ganze Thallus nimmt keine bestimmte Form an; bei C. pulvinata dagegen bildet er ein halbkugeliges Polster; die aus der Keimung hervorgehenden Zellfäden verzweigen sich in einer Ebene ziemlich unregelmässig, aber ungefähr eine Scheibe bildend;

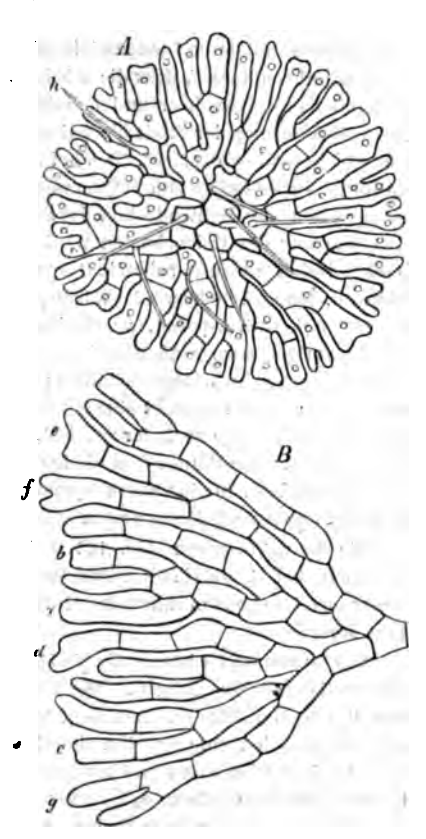


Fig. 164. *A* Coleochaete soluta, eine ungeschlechtliche Pflanze (250mal vergr.); *B* Stück einer solchen Scheibe. Die Buchstaben *a*—*g* zeigen die fortschreitende Dichotomie der Endzellen. (Nach Pringsheim.)

---

[1] Pringsheim in Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. II, p. 1.

auf einer bestimmten Stelle der weiblichen Pflanze, auf dem Oogonium oder neben diesen fest, um nach ihrer Keimung sofort die Antheridiumzellen und in diesen die Spermatozoiden zu erzeugen (Fig. 163 *A, B, m, m*). — Das Oogonium entwickelt sich immer aus der

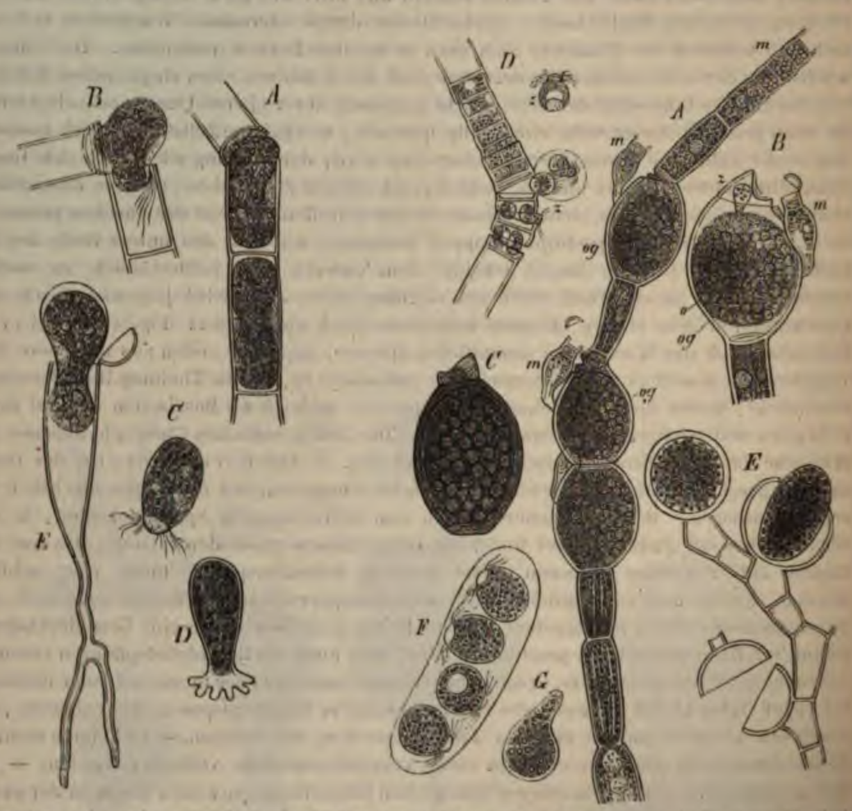


Fig. 162. Oedogonium. Entwickelung der Schwärmsporen (nach Pringsheim; 350mal vergr.). *A*, *B* aus einem älteren Faden entstehend, *C* freie Schwärmspore; Bewegung; *D* beginnende Keimung derselben; *E* eine Schwärmspore aus dem ganzen Inhalte eines Schwärmsporenkeimlings gebildet.

Fig. 163 ebenfalls nach Pringsheim. *A* Oedogonium ciliatum, mittlerer Theil eines geschlechtlichen Fadens (250) mit Antheridien *m* am oberen Ende, zwei befruchtete Oogonien *og*, nebst den Zwergmännchen *m*; *B* Oogonium von Oed. ciliatum im Augenblick der Befruchtung, *o* die Befruchtungskugel, *z* das Spermatozoid im Begriff einzudringen, *m* Zwergmännchen; *C* reife Oospore derselben Pflanze. — *D* Stück des männlichen Fadens von Oed. gemelliparum, *z* Spermatozoiden. — *E* Ast eines überwinterten Pflänzchens von Bulbochaete intermedia, oben mit einem die Spore noch enthaltenden und einem sie eben entlassenden Oogonium, unten entleertes Oogonium; *F* die vier Schwärmsporen aus einer Oospore entstanden; *G* zur Ruhe gekommene Schwärmsporen aus einer Oospore.

oberen Tochterzelle einer eben getheilten vegetativen Zelle des Fadens, [illegible] -ne gleich nach der Theilung kugelig oder eiförmig anschwillt; bei Bulbochaete [illegible] -gonium immer die unterste Zelle eines Fruchtastes, was bei dem oben ge[illegible] -thums-gesetze derselben die eben genannte Regel [illegible] aufhebt, insofer[illegible] eines Astes zugleich als dessen Basalzelle fungiert [illegible] Oogonium von Bo[illegible] is die erste Zelle eines Astes, da diese imm[illegible] zunächst stärker als die übrigen Z[illegible] tung zieht sich der Protoplasm[illegible] die Befruchtungskugel, in de[illegible] sind; die der Oeffnung des[illegible]

Protoplasma. Die Oeffnung des Oogoniums [illegible] Arten von Oedogonium und allen Bulbochaeten erhält die Haut [illegible] Loch, aus welchem sich der farblose Theil des [illegible] das Spermatozoid in sich aufzunehmen. Bei einigen Oedogonien [illegible] gegen die Oogonienzelle, ähnlich wie bei den [illegible] gerade Zellreihe des Fadens erscheint dann [illegible] lichen Spalt tritt farbloser Schleim hervor [illegible] einem offenen schnabelartigen Canal gestaltet [illegible] zoid eintritt: es vermischt sich mit dem hyalinen Theil [illegible] es zerfliesst. — Unmittelbar nach der Befruchtung [illegible] Haut, die sich später, gleich dem Inhalt [illegible] so gebildeten Oospore allein schon roth. Die Oospore [illegible] eingeschlossen: dieses trennt sich von den Nachbarzellen [illegible] wo die Oospore ihre Ruheperiode überdauert. — Wenn [illegible] so wächst sie nicht selbst zu einer neuen Pflanze aus, sondern ihr Inhalt theilt sich bei Bulbochaete, wo dieser Vorgang beobachtet ist, in vier Schwärmsporen, die sammt der inneren Oosporenhaut austreten und nach Auflösung derselben herumschwärmen, zur Ruhe gekommen, wächst jede zu einer Pflanze aus.



Die **Coleochaeten**[1] sind kleine, bis 1—2 Mill. grosse, aus verzweigten Zellreihen sich aufbauende chlorophyllgrüne Süsswasseralgen, welche in stehenden und langsam fliessenden Gewässern auf untergetauchten Pflanzentheilen (z. B. Equiseten) festsitzend, kreisrunde, dicht anliegende Scheiben oder polsterartige Stöcke bilden. Ihr Chlorophyll nimmt die Form wandständiger Platten oder grösserer Klumpen an. Den Namen Coleochaete (Scheidenhaar) verdankt die Gattung dem Umstande, dass gewisse Zellen des Thallus seitliche, in engen Scheiden steckende farblose Borstenhaare bilden (Fig. 164 *A*, *h*). — Vergleicht man die **Wachsthumsverhältnisse der verschiedenen Arten, so zeigen sich zwei extreme Fälle, verbunden durch Uebergangsformen; das** eine Extrem bildet C. **divergens, die sich aus** der Spore entwickelnd [illegible] **kriechende** unregelmässig verzwei[illegible] [illegible]**rte Fäden** erzeugt, aus denen [illegible] **ebenfalls** unregelmässig verzw[illegible] [illegible]**rte** [illegible] ent[illegible], der ga[illegible]

[illegible] r.
[illegible] rie.

[illegible] genauer [illegible]elb; diese [illegible]ückbleiben, [illegible]en heraus dif- [illegible]durch Wasser [illegible] 1866. — [illegible]tia farb-

von ihnen aus erheben sich aufstrebende, gegliederte, verzweigte Aeste, welche das Pols bilden; bei den folgenden Arten unterbleibt nun die Bildung aufstrebender Aeste, aber der Unterlage angeschmiegten bilden eine mehr oder minder regelmässige Scheibe; C. irregularis kommt diese dadurch zu Stande, dass unregelmässige, in einer Ebene liegen Verzweigungen nach und nach alle Zwischenräume erfüllen, bis eine fast lückenlose Ze schicht entsteht; bei Coleochaete soluta (Fig. 164) beginnt dagegen an den beiden erst Tochterzellen der keimenden Spore eine dichotomische Verzweigung mit entsprechend Zelltheilung derart, dass schon frühzeitig eine geschlossene Scheibe von radialen Gab zweigen entsteht, die entweder locker neben einander liegen oder seitlich dicht zusamme schliessen. Während bei den vorigen Arten die Zweige seitlich aus Gliederzellen herv treten, niemals aber aus der Endzelle eines Astes, ist bei C. soluta mit dem regelmässig scheibenförmigen, centrifugalen Wuchs bereits die Dichotomie eingetreten; die höchste A bildung erreicht dieses Verhalten bei C. scutata; die aus der Keimung hervorgehenden erst Zellen bleiben hier von Anfang an seitlich verbunden, bilden nicht isolirte Zweige; die ei mal angelegte kreisrunde Scheibe wächst an Umfang sich vergrössernd fort, indem die Ran zellen durch radiale und tangentiale Wände sich theilen; im Grunde ist dieses Wachsthu zurückzuführen darauf, dass die seitlich verbundenen ersten Zweige radial mit gleicher G schwindigkeit fortwachsen und sich durch Querwände (hier tangentiale) gliedern, währe die Verbreiterung der Endzelle jeder Radialreihe mit der darauf folgenden Radialtheilu einer Dichotomie entspricht. Das bei den vorigen Arten herrschende Gesetz, dass nur d Endzelle eines Zweiges durch Querwände getheilt wird, nimmt bei C. scutata den Ausdru an, dass hier nur die Randzellen der Scheibe durch tangentiale Wände getheilt werden. D Fortpflanzung der Coleochaeten wird durch ungeschlechtliche Schwärmsporen und dur geschlechtlich erzeugte, ruhende Oosporen bewirkt. Die Oosporen erzeugen nicht sofort ne Pflanzen, sondern mehrere Schwärmsporen. Es findet folgender Generationswechsel stat Die ersten Schwärmsporen, welche im Frühjahr bei beginnender Vegetation aus den Zell der vorjährigen Oosporenfrüchte hervortreten, erzeugen nur ungeschlechtliche Pflanzen, al solche, die nur Schwärmsporen bilden; erst nach einer verschieden langen Reihe ungeschlech licher Generationen entsteht eine geschlechtliche Generation, die entweder monöcisch od diöcisch sein kann (je nach der Species). Durch die Befruchtung wird in den Oogonien, welc sich mit einer eigenthümlichen Rindenzellschicht bekleiden, eine Oospore erzeugt, welch sich selbst wieder in eine parenchymatische Frucht umbildet, aus deren Zellen in der näch sten Vegetationsperiode die ersten Schwärmsporen hervorkommen (Pringsheim).

Die Schwärmsporen (Fig. 165 *D*) können in allen vegetativen Zellen der Coleochaete entstehen, bei C. pulvinata vorzugsweise aus den Endzellen der Zweige; sie bildet sic immer aus dem ganzen Inhalt der Mutterzelle und entweicht durch ein rundes Loch in de Haut derselben.

Das Oogonium ist immer die Endzelle eines Zweiges, bei C. scutata also die Endzelle einer radialen Reihe (Nägeli). Die Einzelnheiten seiner Ausbildung unterliegen, je nach dem Wuchs der Pflanze, manchen, wenn auch untergeordneten Modificationen; wir betrachten zunächst eine Species, die C. pulvinata (Fig. 165), etwas genauer. Die Endzelle eines Zweiges schwillt an und verlängert sich zugleich in einen engen Schlauch (*og* links in *A*), der sich dann öffnet (*og''* rechts in *A*) und einen farblosen Schleim austreten lässt. Das chlorophyllhaltige Protaplasma des ausgebauchten Theils bildet den Eikörper, in welchem ein Zellkern sichtbar ist. Gleichzeitig entstehen an benachbarten Zellen die Antheridien, indem zwei bis drei Ausstülpungen (*an* in *A*) hervorwachsen, die sich durch Querwände abgliedern; jede so gebildete ungefähr flaschenförmige Zelle ist ein Antheridium, ihr gesammter Inhalt bildet ein Spermatozoid (*z*) von ovaler Form mit zwei Cilien, welches sich wie eine Schwärmspore bewegt, dessen Eintritt in das Oogonium aber noch nicht beobachtet wurde. Die Wirkung der Befruchtung macht sich im Oogonium indessen dadurch bemerklich, dass sich der Inhalt desselben mit einer eigenen Haut umgiebt, die Oospore bildet; diese wächst nun noch beträchtlich fort und zugleich beginnt die Umrindung des Oogoniums (*r*)

indem aus der Trägerzelle desselben Zweige hervorwachsen (*A*, *og''*), welche sich ihm dicht anschmiegen; sie bilden ihrerseits Zweige, welche sich ebenfalls anschmiegen und quer theilen; auch Zweige anderer Aeste legen sich an (*B*); nur der Halstheil des Oogoniums wird nicht berindet. Diess Alles geschieht im Mai bis Juli; während nun später die Inhalte der übrigen Zellen der Pflanze verschwinden, färben sich die Wände der Oogoniumrinde tief dunkelbraun. Erst im nächsten Frühjahr beginnt die weitere Umbildung der Oospore innerhalb des berindeten Oogoniums; durch succedane Zweitheilung bildet sich ein parenchymatisches Gewebe; die Rinde wird gesprengt und abgeworfen (Fig. 165 *C*), aus jeder Zelle

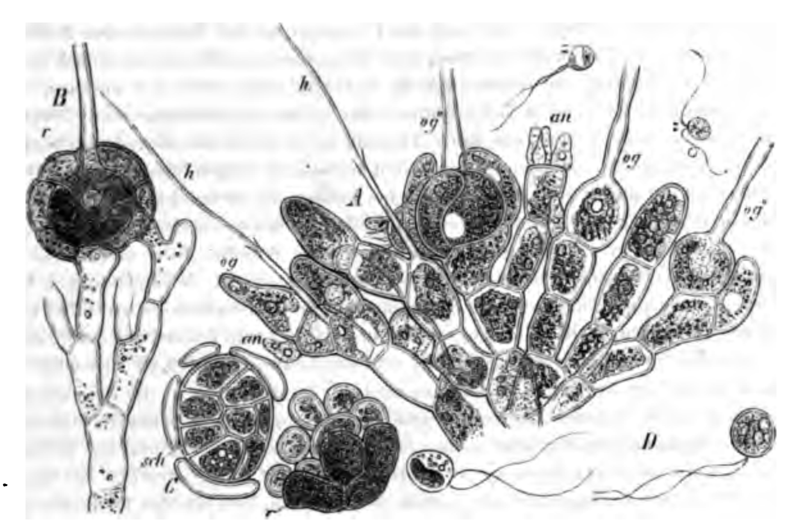


Fig. 165. *A* Theil eines fructificirenden Stockes von Coleochaete pulvinata (350); *B* reifes berindetes Oogonium; *C* keimende Früchte von C. pulvinata, in deren Zellen die Schwärmsporen gebildet werden; *D* Schwärmsporen. (*B—D* 280mal vergr.). Nach Pringsheim.

der Frucht entsteht eine gewöhnliche Schwärmspore, aus dieser eine ungeschlechtliche Pflanze. — Von diesen Vorgängen weicht C. scutata (die am meisten abweichende) nur insofern ab, als hier die sich berindenden Oogonien in der Fläche der Scheibe liegen und die Antheridien durch Viertheilung von Scheibenzellen entstehen. —

Die Florideen[1]) sind eine ausserordentlich formenreiche Algengruppe, die mit wenigen Ausnahmen (Batrachospermum, Hildenbrandtia) dem Meer angehört. Im normalen Zustand sind sie roth oder violett gefärbt: die grüne Farbe ihrer Chlorophyllkörper ist durch ein rothes, durch kaltes Wasser ausziehbares Pigment verdeckt[2]). Von den übrigen Algen unter-

---

1) Nägeli und Cramer: Pflanzenphysiol. Untersuchungen. Zürich 1855. Heft I. 1857. Heft IV. — Thuret, Ann. des sc. nat. 1855. (Recherches sur la fécondation etc.) — Pringsheim: Ueber die Befruchtung und Keimung der Algen. Berlin 1855. — Nägeli, Sitzungsber. der k. bayerischen Akad. d. Wiss. — Bornet u. Thuret: Annales des sc. nat. 1867. 5. série. T. VII. — Solms-Laubach, bot. Zeitg. 1867. No. 21, 22.

2) Der rothe Farbstoff wurde von Rosanoff mit kaltem Wasser ausgezogen und genauer untersucht; er ist im durchfallenden Licht karminroth, im reflectirten röthlich gelb; diese Fluorescenz zeigen auch die Chlorophyllkörner selbst, welche mit grüner Farbe zurückbleiben, wenn der rothe Farbstoff (das Phycoërythrin) bei Verletzung der Zellen aus ihnen heraus diffundirt; ebenso bleibt die ganze Pflanze grün zurück, wenn der rothe Farbstoff durch Wasser extrahirt oder durch Erwärmen zerstört wird (Rosanoff in Comptes rendus 9. April 1866). — Neben den durch das Phycoërythrin gerötheten Chlorophyllkörnern fand Cohn in Bornetia farb-

scheiden sie sich ferner durch den Mangel selbstbeweglicher Spermatozoiden und den sehr merkwürdigen weiblichen Befruchtungsapparat, der aber zumal in seinen einfacheren Formen manche Aehnlichkeiten mit dem der Coleochaeten darbietet.

Der Thallus der Florideen besteht bei den einfachsten aus verzweigten Zellreihen, die sich durch Spitzenwachsthum und Quertheilung ihrer Scheitelzelle verlängern, während die Verzweigung aus den Gliederzellen, nicht selten mit sympodialer Ausbildung, stattfindet. Eine scheinbare Gewebebildung wird bei vielen Ceramiaceen (C. Cramer; Physiolog. und system. Unters. über die Ceram. Zürich 1863) dadurch hervorgerufen, dass Zweige ihren Mutteraxen dicht angeschmiegt fortwachsen und sie so mit einer Rinde umgeben, was an die Berindung der Charen erinnert. Bei anderen Florideen ist das Thallom eine Zellfläche, die aber häufig mehrschichtig wird; bei manchen (Hypoglossum, Delesseria) nimmt es den Umriss gestielter Laubblätter an, denen auch die Nervatur nicht fehlt; bei anderen (Sphaerococcus, Gelidium) sind es mehr fadenförmige oder schmal bandförmige Gewebekörper, die sich vielfach verästeln, so dass das ganze Thallom nicht selten die zierlichsten Formen darstellt (Plocamium u. a.). In allen diesen Fällen findet nach Nägeli (Neuere Algensyst. p. 248) Spitzenwachsthum durch eine Scheitelzelle (bei Peissonelia vielleicht durch mehrere) statt; bei den einfacheren Formen bildet die Scheitelzelle ihre Segmente einreihig durch Quertheilungen, bei anderen zwei- bis dreireihig durch schiefe Wände. Eine artenreiche Gruppe, die Melobesiaceen (Rosanoff, Mém. de la sociét. imper. d. sc. nat. de Cherbourg. t. XII. 1856) bildet scheibenförmige Thallome, die centrifugal am Umfang fortwachsen und der Unterlage, meist grösseren Algen, dicht anliegen; sie ähneln in Grösse und Lebensweise der Coleochaete scutata, ihr Thallom ist aber mehrschichtig und die Zellwände mit Kalk incrustirt.

Ungeschlechtliche Fortpflanzungsorgane sind die Tetrasporen, die in gewissem Sinne die Schwärmsporen anderer Algen vertreten, aber unbeweglich sind und in mancher Beziehung an die Brutknospen der Lebermoose erinnern. Wenn das Thallom aus Zellreihen besteht, so werden die Tetrasporen in der Endzelle seitlicher Zweige erzeugt, bei den anderen (mit Ausnahme der Phyllophoraceen, Nägeli) liegen sie im Gewebe des Thallomes eingebettet, oft in besonders geformten Zweigen, dicht beisammen in grosser Zahl. Die Tetrasporen entstehen durch Theilung einer Mutterzelle und sind in dieser oft nach den Ecken eines Tetraëders, oft aber auch in eine Reihe oder wie die Quadranten einer Kugel geordnet. Zuweilen sind die vier Sporen durch eine oder durch zwei, selten durch mehr als vier ersetzt (Nägeli); den Nemalieen fehlen sie ganz.

Die Geschlechtsorgane, Antheridien und Trichogynen werden an anderen Exemplaren derselben Species erzeugt (was wohl auf einen Generationswechsel hinweisen dürfte), und häufig sind die geschlechtlichen Exemplare diöcisch.

Die Antheridien sind entweder einzelne Zellen am Ende der aus längeren Zellreihen bestehenden Zweige (Batrachospermum), von denen jede nur ein Spermatozoid erzeugt, oder diese Mutterzellen der Spermatozoiden sitzen in grosser Zahl dicht beisammen (auf einer gemeinsamen Axe als Endglieder eines sehr kurzgliedrigen Verzweigungssystems (Ceramieen, Nägeli. Bei Nitophyllum bedecken sie nach Nägeli dicht gedrängt einzelne Flächen-

lose Krystalloide von eiweissartiger Substanz, welche sich bei Verletzung oder Tödtung der Zellen durch den dann aus den Chlorophyllkörnern austretenden Farbstoff schön roth färben (Arch. f. mik. Anat. von Schultze, III, p. 24); schon früher hatte Cramer derartige rothe Krystalloide in Bornetia, welche in Kochsalzlösung aufbewahrt wurde, beobachtet und genau beschrieben, nach ihm sind sie theils hexagonal, theils octaëdrisch (Vierteljahrschr. der naturf. Ges. in Zürich. VII). — Julius Klein (Flora 1871, No. 11) fand farblose Krystalloide in Griffithsia barbata, Gr. neapolitana, Gongoceras pellucidum, Callithamnion seminudum, und nach ihm entstehen die roth gefärbten, auch ausserhalb des Zellenlumens vorkommenden Krystalloide erst nach Einwirkung von Kochsalzlösung, Weingeist, Glycerin, indem ihre farblose Grundsubstanz den diffusiblen rothen Florideenfarbstoff aufnimmt. — Ueber Phycoërythrin s. Askenasy, bot. Zeitg. 1867, No. 30.

stücke des aus einer Zellschicht bestehenden Thallus; bei den Melobesien werden sie gleich den Tetrasporen in Höhlungen erzeugt, die durch Ueberwölbung des umliegenden Gewebes entstehen. — Die rundlichen Spermatozoiden haben keine Cilien und schwärmen nicht, sie werden passiv vom Wasser fortbewegt.

Die Entwickelung der **Trichogyne** und der durch ihre Befruchtung entstehenden Kapselfrucht (Cystocarp), mag zunächst an einem Beispiel, der Lejolisia mediterranea, nach Bornet und Thuret[1]) dargestellt werden. Die Cystocarpien entstehen auf kurzen ein- bis zweigliedrigen Zweigen, deren Scheitelzelle durch eine Querwand in eine nicht weiter wachsende Terminalzelle (*B, t*) und eine breitere Gliederzelle sich theilt, welche durch longitudinale Wände in fünf Zellen, eine centrale (axile) und vier peripherische Zellen, zerfällt. Eine der letzteren, die dem Mutterfaden abgekehrte, entfärbt sich, füllt sich mit stark lichtbrechendem Protoplasma und theilt sich dann durch Querwände in drei über einander liegende Glieder, aus denen der Trichophor (Nägeli) besteht; das oberste Glied verlängert sich in einen haarähnlichen Fortsatz, die Trichogyne (*tg* in *B*, wo die Quertheilungen nicht zu sehen sind), welche neben der Scheitelzelle (*t*) des Fruchtastes emporwächst. Die drei anderen peripherischen Zellen theilen sich nach der Befruchtung der Trichogyne und wachsen in gegliederte Zweige aus, die dicht neben einander aufwärts wachsend das eigenthümliche Pericarp *C* der Lejolisia darstellen. Im Centrum dieses Pericarps entstehen die Sporen als Auswüchse der centralen Zelle, die Zellen des Trichophors participiren nicht an der Sporenbildung; der Trichophor wird von dem entstehenden Cystocarp bei Seite gedrängt (*B, h, gl*), die Trichogyne sitzt daher später aussen seitlich an der Frucht.

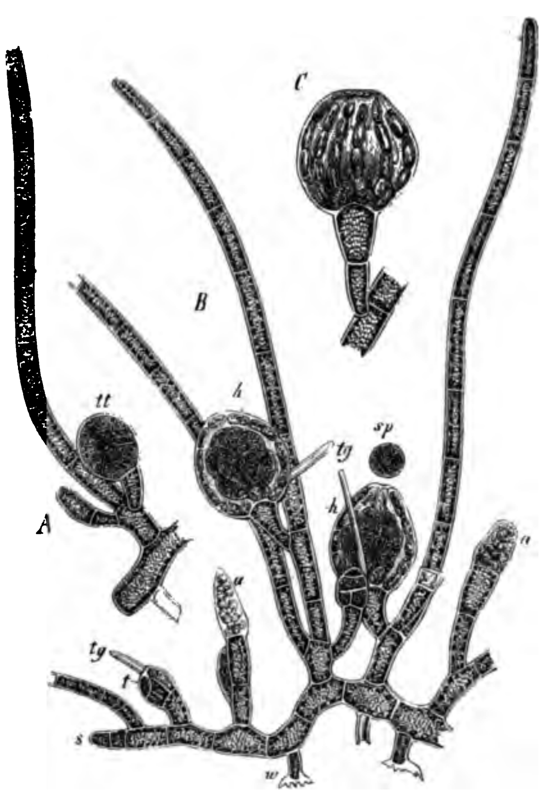


Fig. 166. Lejolisia mediterranea (nach Bornet, etwa 150mal vergr.); *A* kleines Stück eines kriechenden Fadens mit einem Wurzelhaar und einem aufrechten Ast, dessen unteres Glied einen Zweig mit Tetrasporen *tt* trägt. — *B* eine geschlechtliche (monöcische) Pflanze; *w* Wurzelhaare des kriechenden Stammes, dessen Scheitelzelle bei *s* liegt, dessen aufrechte Aeste die Geschlechtsorgane tragen; *a a* Antheridien, in denen die axile Zellreihe leider nicht angedeutet ist; *tg* Trichogyne neben dem Scheitel *t* des Fruchtastes, *h* die Hülle des Cystocarps; bei *sp* eine aus dem Cystocarp ausgetretene Spore. — *C* ein schon entleertes Cystocarp, dessen Hülle aus Zellreihen besteht.

1) Bornet und Thuret (l. c.) haben diese merkwürdigen Vorgänge entdeckt. Der Bau des Trichophors wurde lange vorher von Nägeli genau beschrieben.

kleiden, und nachdem sie sich von diesem abgeschlossen haben, abfallen; in ihnen l
sich die zahlreichen beweglichen Keimzellen (A. Braun l. c.)[1]. Noch weiter gel
Gliederung einer einzigen grossen Zelle bei der Gattung Caulerpa; sie bildet kriech
an der Spitze fortwachsende Stämme mit abwärts gehenden verzweigten Rhizoiden un
gerichteten, laubblattähnlichen Zweigen.[2]) — In wieder anderer Weise geschieh
Wachsthum eines einzelligen Thallus bei Acetabularia; hier hat die ein bis zwei Zoll
Pflanze die Form eines schlanken Hutpilzes, dessen Stiel unten ein Rhizoid bildet,
einen Schirm trägt, der aus einer Scheibe dicht gedrängter Strahlen besteht, die ihre
radiale Aeste des Stieles sind; dieser schliesst oben nabelartig ab; auf der Basis der ra
Zweige, den Nabel umgebend, steht ein Kranz doldenförmig verzweigter, gegliederter H
In den Strahlen des Schirms entstehen die ungeschlechtlichen Sporen (der Zellsaft e
Inulin). — Endlich soll hier noch die Udotea cyathiformis erwähnt werden; sie bildet

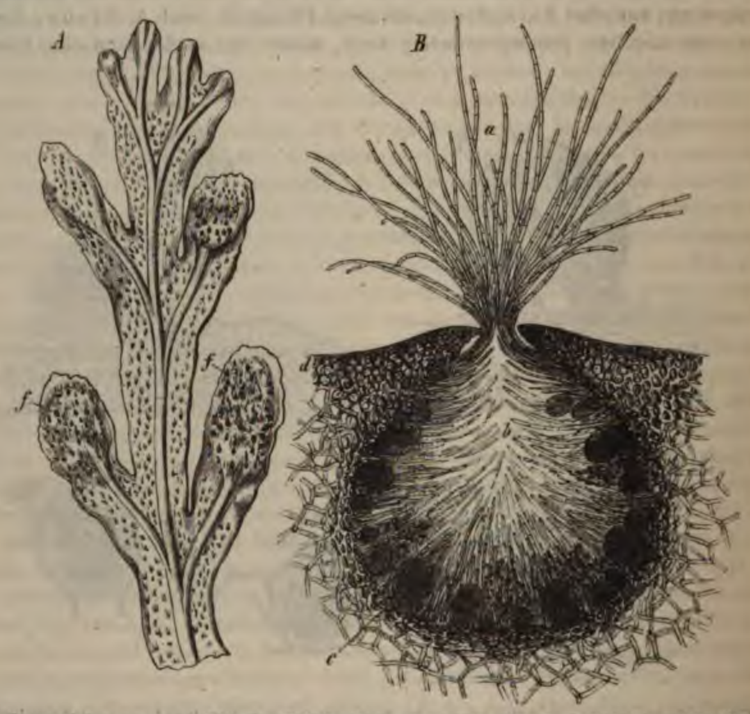


Fig. 160. Fucus platycarpus nach Thuret. *B* Ende eines grösseren Zweiges in natürl. Gr.; *ff* fertile Zw
B Querschnitt eines Behälters; *d* umgebende Hautgewebe; *a* die aus der Mündung hervorragenden H
b innere Haare, *c* Oogonien, *e* Antheridien (vergl. Fig. 2).

gestielten, blattartigen Thallus, der Stiel $1/2$, dieser $1/2$—2 Zoll lang und breit, Dicke $1/100$–
Linie. Dem äusseren Anschein nach besteht sie aus einem Zellgewebe, in Wirklic
aus einer regelmässigen Zusammenlagerung von verzweigten Schläuchen, die, zwei Rin
schichten und eine Markschicht bildend, sämmtlich Verzweigungen einer Zelle sind (Nä
neuere Algensysteme 177).

Die Fucaceen umfassen in der engen, von Thuret[3]) angenommenen Umgrenzung e
Gattungen grosser Meeresalgen, deren oft viele Fuss lange Thallome eine grünbraune

1) Nägeli: Die neueren Algensysteme. Neuenburg 1867.
2) Zeitschrift für wiss. Bot. von Nägeli und Schleiden 1844. I. 134 ff.
3) G. Thuret in Ann. d. sc. nat. 1854. II. p. 197.

bung und knorpelige Consistenz haben; sie sitzen mit einer verzweigten Haftscheibe an Steinen u. dgl. fest. Am eingesenkten Scheitel fortwachsend verzweigen sich die Thallome dichotomisch, nicht selten ist auch die weitere Ausbildung schön gabelig, in anderen Fällen wird sie sympodial wie in Fig. 160. Die Verzweigungen liegen sämmtlich in einer Ebene, wenn man von späteren Verschiebungen absieht.

Das Gewebe besteht an der Oberfläche aus dichtgedrängten kleinen Zellen, im Inneren ist es lockerer, die gestreckten Zellen oft reihenweise in gegliederten Fäden angeordnet. Die Zellhäute bestehen hier oft aus zwei deutlich verschiedenen Lagen, einer inneren, dünnen, festen, derben Schicht, und einer äusseren gallertartigen, sehr quellungsfähigen, welche die Zwischenräume der Zellen erfüllt und als mehr oder minder structurlose »Intercellularsubstanz« erscheint; sie ist offenbar die Ursache der schlüpfrigen Beschaffenheit, welche die Fucaceen bei längerem Liegen in süssem Wasser annehmen. Der körnige Zellinhalt ist noch wenig erforscht, er erscheint meist braun, enthält aber Chlorophyll, welches durch andere Farbstoffe verdeckt ist; aus todten Pflanzen zieht kaltes süsses Wasser einen lederbraunen Stoff aus.[1] — Häufig weichen im Inneren umfangreiche Gewebemassen aus einander und bilden so lufterfüllte Höhlen, die nach aussen blasig aufgetrieben sind und als Schwimmblasen dienen. — Uebrigens ist meines Wissens der Thallus noch nicht hinreichend untersucht, zumal die äussere Gliederung nach morphologischen Gesichtspunkten noch wenig erforscht (vergl. Nägeli: Neuere Algensysteme).

Desto besser ist die geschlechtliche Fortpflanzung durch Thuret's und Pringsheim's Arbeiten bekannt. Die Antheridien und Oogonien entstehen in kugeligen Höhlungen (Conceptacula), die auf dem Ende längerer Gabeläste oder eigenthümlich gebildeter, seitlicher Sprosse dicht gedrängt und zahlreich erscheinen. Diese Behälter entstehen aber nicht im Inneren des Gewebes, sondern als Vertiefungen der Oberfläche, die von dem umliegenden Gewebe umwallt und so überwachsen werden, dass schliesslich nur eine enge, nach aussen mündende Oeffnung übrig bleibt; die die Höhlung auskleidende Zellschicht ist also eine Fortsetzung der äusseren Hautschicht des Thallus, und da aus ihr die Zellfäden hervorsprossen, welche die Antheridien und Oogonien erzeugen, so sind diese ihrem morphologischen Verhalten nach Trichome. Manche Arten sind monöcisch, d. h. beiderlei Geschlechtsorgane entwickeln sich in demselben Behälter, wie bei Fucus platycarpus (Fig. 160), andere sind diöcisch, indem die Behälter der einen Pflanze nur Oogonien, die der anderen Antheridien enthalten (Fucus vesiculosus, serratus, nodosus, Himanthalia lorea). Zwischen den Geschlechtsorganen entstehen zahlreiche Haare in den Conceptakeln, sie sind nicht verzweigt, lang, dünn, gegliedert, und ragen bei F. platycarpus aus der Mündung des Behälters büschelförmig hervor. Die Antheridien entstehen an verzweigten Haaren als seitliche Auszweigungen derselben; ein Antheridium besteht aus einer dünnwandigen, ovalen Zelle, deren Protoplasma in zahlreiche, kleine Spermatozoiden zerfällt; diese sind an einem Ende zugespitzt, mit je zwei Cilien versehen und beweglich; im Inneren enthalten sie einen rothen Punct. — Die Entstehung des Oogoniums beginnt mit der papillösen Auswölbung einer Wandungszelle des Behälters; die Papille wird durch eine Querwand abgegrenzt und

1) In einer neueren Arbeit zeigte Millardet (Comptes rendus de l'Acad. des sc. 1869, 22 février), dass man aus rasch getrockneten und pulverisirten Fucaceen mit Alkohol ein olivengrünes Extract erhält, welches mit seinem doppelten Volum Benzin geschüttelt und dann zur Ruhe gebracht, eine obere grüne Benzinschicht, das Chlorophyll enthaltend, liefert, während die untere alkoholische Schicht gelb ist und Phycoxanthin enthält; dünne Schnitte des Thallus mit Alkohol vollständig extrahirt, enthalten noch eine rothbraune Materie, welche in frischen Zellen den Chlorophyllkörnern inhärirt und durch kaltes Wasser ausgezogen werden kann, leichter wenn der getrocknete Fucus vorher pulverisirt wurde. Millardet nennt diesen rothbraunen Stoff Phycophaein. (Man vergl. ferner die interessante Abhandlung von Rosanoff: Observ. sur les fonctions et les propriétés des pigments de diverses Algues in Mém. de la société des sc. nat. de Cherbourg. T. XIII, 1867, und Askenasy in Bot. Zeitg. 1869, No. 47.)

Wenn ein aus zahlreichen Hyphen bestehender Pilzkörper an einem Puncte einen Scheitel bildend in die Länge wächst, so geschieht es, wie aus dem Gesagten folgt, niemals mittels einer Scheitelzelle, sondern eine gewisse Zahl von Hyphen reicht bis zur Spitze, wo jede für sich, aber übereinstimmend mit ihren Nachbarn, durch Scheitelwachsthum sich verlängert; breitet sich ein Pilzkörper scheibenförmig, am Rande fortwachsend, aus, so geschieht es dadurch, dass die Hyphen sich, von einem Centrum ausgehend, radial verlängern und dem wachsenden Umfang entsprechend sich seitlich verzweigen. — Eine auf Verzweigung beruhende äussere Gliederung zusammengesetzter Pilzkörper kommt ziemlich selten vor (Clavaria, Xylaria), und in diesem Falle sind die einzelnen Zweige immer gleichartig unter einander; niemals erreicht die Verzweigung jene Differenzirung in Axen und heterogene seitliche blattähnliche Anhängsel, wie bei vielen Algen. Weit häufiger als die Verzweigung ist übrigens die Neigung grösserer Pilzkörper zur Bildung compacter, rundlicher Gewebemassen, in deren Innerem für die Fortpflanzung eine Differenzirung in verschiedene Gewebeschichten und Complexe eintritt. Bei den Gastromyceten werden in diesem Falle durch nachträgliche Streckung innerer Gewebemassen, durch Verflüssigung gewisser Partieen und Zerreissung äusserer Schichten (Peridien) zur Zeit der Fruchtreife und zum Zweck der Sporenaussaat, oft höchst auffallende, im Pflanzenreich sonst unerhörte Gestalten hervorgebracht (Clathrus, Phallus, Geaster, Crucibulum).

Der gesammte Entwickelungsprocess eines Pilzes gliedert sich, mag er aus einer verzweigten Hyphe oder einer Hyphengesellschaft bestehen, in zwei Abschnitte: aus der Spore wird zuerst unmittelbar (oder durch Vermittelung eines Promyceliums) ein Mycelium erzeugt, aus welchem später die Fruchtträger hervorgehen.

Das Mycelium kriecht, aus den Keimhyphen hervorgehend und vielfach verzweigt, in oder auf dem ernährenden Substrat herum, aus welchem es die nutzbaren Stoffe aufsammelt; in vielen Fällen bestehen seine Verzweigungen aus einfachen Hyphenästen, die sich zuweilen hautartig vereinigen (Penicilium auf Flüssigkeiten); bei den Pilzen mit grossem compacten Fruchtkörper bestehen die Verzweigungen des Myceliums oft aus dickeren Strängen, deren jeder aus zahlreichen gleichlaufenden Hyphen zusammengesetzt ist (Phallus, Sphaerobolus, Agaricus campestris u. a.). Nicht selten anastomosiren die Myceliumzweige unter einander, im ersten Fall durch eine Art Copulation der Hyphen eines anderen. — Diese Mycelien können nun kürzere oder längere Zeit leben (oft Jahre lang), sie können nur einmal oder zu wiederholten Malen Fruchtträger erzeugen (monocarpisch oder polycarpisch sein). Bei den haplomycetischen Formen sind die Fruchtträger einfache Hyphenzweige, welche oft aus dem Substrat hervortreten, bei den übrigen Pilzen erscheinen sie als knäuelartige Anhäufungen der Myceliumzweige an bestimmten Puncten, die sich dann selbständig in der mannigfaltigsten Weise weiter entwickeln, entweder im Substrat verbleibend (Trüffeln) oder über dieses emporwachsend. In manchen Fällen treibt der junge Fruchtkörper selbst wieder Hyphen, welche, in das Substrat eindringend, ein secundäres Mycelium darstellen.

Eine besondere Form des Mycelien sind die Sclerotien, die man früher für eine besondere Abtheilung selbständiger Pilzformen hielt; sie stellen knollenförmige Körper dar und sind nicht einer bestimmten systematischen Gruppe von

Die Oedogonieen[1] umfassen gegenwärtig nur die beiden Gattungen Oedogonium und Bulbochaete, deren nicht sehr zahlreiche Species in stagnirenden süssen Gewässern verbreitet, mit dem Haftorgan des unteren Endes festen Körpern, meist submersen Pflanzentheilen, angeheftet sind. Der Thallus besteht aus unverzweigten (Oedogonium) oder verzweigten Zellreihen (Bulbochaete), deren Glieder durch intercalares Wachsthum sich vermehren, während die Endzellen sich gern in hyaline Borsten verlängern. Das Längenwachsthum der cylindrischen Gliederzellen wird durch Bildung eines ringförmigen Zellstoffwulstes auf der Innenseite der Zelle, dicht unterhalb ihrer oberen Querwand, eingeleitet; die Haut reisst an dieser Stelle ringförmig quer ein, worauf der Zellstoffring sich ausdehnt und so der Zelle eine breite Querzone eingesetzt wird; der Vorgang wiederholt sich immer unmittelbar unterhalb des älteren, sehr kurzen oberen Zellstückes, so dass diese Stücke kleine Vorsprünge bildend, dem oberen Ende der betreffenden Zelle das Ansehen geben, als ob es aus über einander gestülpten Kappen bestände, während das untere Ende der betreffenden Zellen in einer langen Scheide (dem unteren alten Zellhautstück) zu stecken scheint. Dieser untere Theil einer sich verlängernden Zelle wird jedesmal durch eine Querwand von dem oberen, Kappen tragenden Stück abgegliedert (Fig. 17 in § 4). Bei Bulbochaete ist das Wachsthum sämmtlicher Sprosse, auch der ersten aus der Spore hervorgehenden, soweit es mit Zellvermehrung verbunden ist, auf die Theilung ihrer Basalzelle beschränkt, wobei die Zellen eines jeden Sprosses zugleich als Basalzellen des auf ihnen stehenden Seitensprosses zu betrachten sind. Die Zellen enthalten Chlorophyllkörner und Zellkerne in einem protoplasmatischen Wandbeleg. — Die Fortpflanzung der Oedogonieen geschieht durch ungeschlechtliche Schwärmsporen und durch geschlechtlich erzeugte Oosporen. Beide entstehen, gleich den befruchtenden Spermatozoiden, in den Gliederzellen der Fäden. Dabei findet ein Generationswechsel derart statt, das aus den längere Zeit ruhenden Oosporen sofort mehrere Schwärmsporen (meist vier) gebildet werden, welche ungeschlechtliche, d. h. schwärmsporenbildende Pflanzen erzeugen, aus denen abermals solche hervorgehen, bis die Reihe derselben durch eine Geschlechtsgeneration (mit Oosporenbildung) geschlossen wird; aber auch die Geschlechtspflanzen erzeugen nebenbei Schwärmsporen. Die Geschlechtspflanzen sind entweder monöcisch oder diöcisch; bei vielen Arten bildet die weibliche Pflanze besondere Schwärmsporen (Androsporen), aus denen sehr kleine männliche Pflanzen (Zwergmännchen) hervorgehen. — Es können mehrere Generationscyclen oder nur einer in einer Vegetationsperiode vollendet werden. — Die Schwärmspore entsteht in einer gewöhnlichen Gliederzelle (zuweilen schon in der ersten Zelle Fig. 162 *E*) durch Contraction des gesammten Protoplasmakörpers derselben; sie wird aus der Mutterzelle frei, indem die Haut durch einen Querriss in zwei sehr ungleiche Hälften (wie bei der Zelltheilung) aufklappt (Fig. 162 *A*; *B*, *E*). Sie ist anfangs noch von einer hyalinen Blase umgeben, die sie aber ebenfalls durchbricht. Die Schwärmspore ist unter ihrem hyalinen, beim Schwärmen vorderen Ende von einem Kranze zahlreicher Cilien umgeben. Dieses Ende ist in der Mutterzelle seitlich gelegen, und wird nach beendigter Bewegung zum unteren, anhaftenden Ende, welches in ein Rhizoid auswächst. Die Wachsthumsrichtung der neuen Pflanze steht also auf der der Mutterzelle senkrecht. — Die Spermatozoiden sind den Schwärmsporen sehr ähnlich gestaltet, aber viel kleiner als diese (Fig. 162 *D*, *z*), sie bewegen sich auch wie jene mit Hülfe eines Cilienkranzes. Die Mutterzellen der Spermatozoiden sind Gliederzellen, aber kürzer und weniger reich an Chlorophyll als die vegetativen Gliederzellen; sie liegen einzeln oder mehrere (bis zwölf) über einander im Faden. Bei den meisten Arten theilt sich jede solche Mutterzelle (Antheridiumzelle) in zwei gleiche Specialmutterzellen, deren jede ein Spermatozoid erzeugt; durch Aufklappen der Mutterzelle (ähnlich wie bei Zoosporen) werden sie entlassen (Fig. 161 *D*). Die Androsporen, aus denen die Zwergmännchen entstehen, werden aus ähnlichen Mutterzellen (ohne Bildung von Spezialmutterzellen), wie die Spermatozoiden, erzeugt; sie setzen sich nach dem Schwärmen

[1] Pringsheim, Morphologie der Oedogonieen in Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. I.

beweglichen Sporen werden entweder einfach am Ende eines Hyphenzweiges, den man als Basidium bezeichnet, abgegliedert, und diese Abgliederung kann sich öfter wiederholen, so dass ein Basidium eine Sporenkette (Conidienkette) erzeugt, oder die Sporen sprossen aus dem Basidium als kurze, anschwellende, sich abgliedernde Zweiglein hervor, entweder nach einander oder simultan (in diesem Falle meist zu zwei, vier oder mehr). Diese Sporenbildungen beruhen in letzter Instanz auf Zweitheilung des Basidiums; wesentlich verschieden von diesen Basidiosporen[1]) sind die Ascosporen, welche durch freie Zellbildung im Protoplasma der schlauchartig angeschwollenen Endzelle (Ascus) eines Hyphenzweiges entstehen; mit der Ausbildung der Sporen und ihrer Entleerung geht der Ascus zu Grunde. Sowohl die Basidiosporen als die Ascosporen, die übrigens oft beide im Entwickelungskreis einer Species auftreten, können durch nachträgliche (oft früh eintretende) Theilung in mehrere Fächer zerfallen, also mehrzellig werden; solche aus Zellreihen oder Zellkörpern bestehende Sporen werden als zusammengesetzte oder septirte Sporen bezeichnet; gewöhnlich ist jede einzelne Theilzelle einer solchen keimungsfähig und kann daher Theilspore (Merispora De Bary) genannt werden. Ausserdem kommt Bildung von Brutkörnern nicht selten vor, indem einzelne Hyphenzweige durch wiederholte Quertheilung in eine Reihe von Zellen zerfallen, welche keimfähig sind.

Die Lebensweise der Pilze wird in allen wichtigeren Zügen durch die Thatsache beherrscht, dass sie des Chlorophylls entbehren, also nicht assimiliren, sondern darauf angewiesen sind, die assimilirten, kohlehaltigen Verbindungen anderer Organismen in sich aufzunehmen. Diess thun sie entweder, indem ihre Mycelien im Boden die erst theilweise zersetzten Ueberreste von Thier- und Pflanzenkörpern aufsammeln, oder sie wachsen auf und in Excrementen, oder sie sind Schmarotzer; in diesem Falle können sie auf lebenden Pflanzen und Thieren sich ansiedeln und in diese eindringend sie tödten, zu ihrer weiteren Zersetzung beitragen, oder ihr Einfluss auf den Wirth ist ein minder ungünstiger; sie bedingen dann an den Pflanzen, deren Gewebe sie bewohnen, eigenthümliche Degenerationen (Aecidium elatinae veranlasst so z. B. die sogen. Hexenbesen der Weisstanne: De Bary, in Bot. Zeitg. 1867). Der Parasitismus der Pilze durchläuft alle Grade bis zu den äussersten Extremen[2]), manche von ihnen wohnen ganz und gar im Gewebe von Pflanzen und Thieren, manche leben parasitisch auf anderen Pilzen[3]). Da sie bei dem Mangel des Chlorophylls auch des Lichtes zu ihrer Ernährung nicht bedürfen, so können sie, wenn nicht die Sporenaussaat oder bestimmte Wachsthumsvorgänge es anders verlangen, auch in dichter Finsterniss alle Entwickelungsstufen durchmachen, so die Trüffeln und zahlreiche andere unterirdische Pilze. Manche jedoch bedürfen des Lichts zu ihrer morphologischen

1) In diese Kategorie gehören auch die Spermatien, sehr kleine, sporenähnliche Gebilde, die meist in grosser Menge bei Uredineen und Ascomyceten erzeugt werden, deren Function aber noch unbekannt ist.

2) Man vergl. unten das über die Flechten Gesagte.

3) Ueber die Heteröcie, eine besondere Form des Parasitismus siehe unten sub II. über Insecten tödtende Pilze vergl. Tulasne l. c., De Bary, bot. Zeitg. 1867, Oscar Brefeld: Unters. über die Entwickelung der Empusa muscae und Empusa radicans und die durch sie verursachten Epidemieen der Stubenfliegen und Raupen. Halle 1871.

Protoplasma. Die Oeffnung des Oogoniums erfolgt auf verschiedene Weise; bei manchen Arten von Oedogonium und allen Bulbochaeten erhält die Haut desselben seitlich ein ovales Loch, aus welchem sich der farblose Theil der Oosphäre papillenartig hervordrängt, um das Spermatozoid in sich aufzunehmen. Bei einigen Oedogonien (Fig. 163 *A*, *B*) klappt dagegen die Oogonienzelle, ähnlich wie bei dem Entlassen der Schwärmsporen, auf, die sonst gerade Zellreihe des Fadens erscheint dann also an dieser Stelle gebrochen. An dem seitlichen Spalt tritt farbloser Schleim hervor; der sich unter den Augen des Beobachters zu einem offenen schnabelartigen Canal gestaltet (*B*, neben *z*), durch welchen das Spermatozoid eintritt; es vermischt sich mit dem hyalinen Theil des Protoplasmas der Eikugel, indem es zerfliesst. — Unmittelbar nach der Befruchtung umkleidet sich die Eikugel mit einer Haut, die sich später, gleich dem Inhalt, braun färbt; bei Bulbochaete wird der Inhalt der so gebildeten Oospore allein schön roth. Die Oospore bleibt in der Haut des Oogoniums eingeschlossen; dieses trennt sich von den Nachbarzellen des Fadens ab und sinkt zu Boden, wo die Oospore ihre Ruheperiode überdauert. — Wenn sie zu neuer Thätigkeit erwacht, so wächst sie nicht selbst zu einer neuen Pflanze aus, sondern ihr Inhalt theilt sich bei Bulbochaete, wo dieser Vorgang beobachtet ist, in vier Schwärmsporen, die sammt der inneren Oosporenhaut austreten und nach Auflösung derselben herumschwärmen; zur Ruhe gekommen, wächst jede zu einer Pflanze aus.

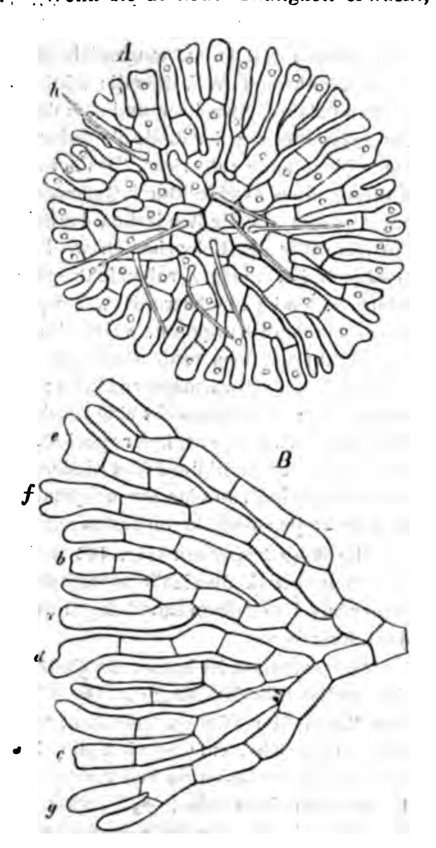


Fig. 164. *A* Coleochaete soluta, eine ungeschlechtliche Pflanze (250mal vergr.); *B* Stück einer solchen Scheibe. Die Buchstaben *a*—*g* zeigen die fortschreitende Dichotomie der Endzellen. (Nach Pringsheim.)

Die Coleochaeten[1] sind kleine (bis 1—2 Mill. grosse), aus verzweigten Zellreihen sich aufbauende chlorophyllgrüne Süsswasseralgen, welche in stehenden und langsam fliessenden Gewässern auf untergetauchten Pflanzentheilen (z. B. Equiseten) festsitzend, kreisrunde, dicht anliegende Scheiben oder polsterartige Stöcke bilden; ihr Chlorophyll nimmt die Form wandständiger Platten oder grösserer Klumpen an; den Namen Coleochaete (Scheidenhaar) verdankt die Gattung dem Umstande, dass gewisse Zellen des Thallus seitliche, in engen Scheiden steckende farblose Borstenhaare bilden (Fig. 164 *A*, *h*). — Vergleicht man die Wachsthumsverhältnisse der verschiedenen Arten, so zeigen sich zwei extreme Fälle, verbunden durch Uebergangsformen; das eine Extrem bildet C. divergens, die sich aus der Spore entwickelnd zunächst kriechende, unregelmässig verzweigte, gegliederte Fäden erzeugt, aus denen aufsteigende, ebenfalls unregelmässig verzweigte gegliederte Aeste entspringen; der ganze Thallus nimmt keine bestimmte Form an; bei C. pulvinata dagegen bildet er ein halbkugeliges Polster; die aus der Keimung hervorgehenden Zellfäden verzweigen sich in einer Ebene ziemlich unregelmässig, aber ungefähr eine Scheibe bildend;

1) Pringsheim in Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. II, p. 1.

von ihnen aus erheben sich aufstrebende, gegliederte, verzweigte Aeste, welche das Polster bilden; bei den folgenden Arten unterbleibt nun die Bildung aufstrebender Aeste, aber die der Unterlage angeschmiegten bilden eine mehr oder minder regelmässige Scheibe; bei C. irregularis kommt diese dadurch zu Stande, dass unregelmässige, in einer Ebene liegende Verzweigungen nach und nach alle Zwischenräume erfüllen, bis eine fast lückenlose Zellschicht entsteht; bei Coleochaete soluta (Fig. 164) beginnt dagegen an den beiden ersten Tochterzellen der keimenden Spore eine dichotomische Verzweigung mit entsprechender Zelltheilung derart, dass schon frühzeitig eine geschlossene Scheibe von radialen Gabelzweigen entsteht, die entweder locker neben einander liegen oder seitlich dicht zusammenschliessen. Während bei den vorigen Arten die Zweige seitlich aus Gliederzellen hervortreten, niemals aber aus der Endzelle eines Astes, ist bei C. soluta mit dem regelmässigen scheibenförmigen, centrifugalen Wuchs bereits die Dichotomie eingetreten; die höchste Ausbildung erreicht dieses Verhalten bei C. scutata; die aus der Keimung hervorgehenden ersten Zellen bleiben hier von Anfang an seitlich verbunden, bilden nicht isolirte Zweige; die einmal angelegte kreisrunde Scheibe wächst an Umfang sich vergrössernd fort, indem die Randzellen durch radiale und tangentiale Wände sich theilen; im Grunde ist dieses Wachsthum zurückzuführen darauf, dass die seitlich verbundenen ersten Zweige radial mit gleicher Geschwindigkeit fortwachsen und sich durch Querwände (hier tangentiale) gliedern, während die Verbreiterung der Endzelle jeder Radialreihe mit der darauf folgenden Radialtheilung einer Dichotomie entspricht. Das bei den vorigen Arten herrschende Gesetz, dass nur die Endzelle eines Zweiges durch Querwände getheilt wird, nimmt bei C. scutata den Ausdruck an, dass hier nur die Randzellen der Scheibe durch tangentiale Wände getheilt werden. Die Fortpflanzung der Coleochaeten wird durch ungeschlechtliche Schwärmsporen und durch geschlechtlich erzeugte, ruhende Oosporen bewirkt. Die Oosporen erzeugen nicht sofort neue Pflanzen, sondern mehrere Schwärmsporen. Es findet folgender Generationswechsel statt: Die ersten Schwärmsporen, welche im Frühjahr bei beginnender Vegetation aus den Zellen der vorjährigen Oosporenfrüchte hervortreten, erzeugen nur ungeschlechtliche Pflanzen, also solche, die nur Schwärmsporen bilden; erst nach einer verschieden langen Reihe ungeschlechtlicher Generationen entsteht eine geschlechtliche Generation, die entweder monöcisch oder diöcisch sein kann (je nach der Species). Durch die Befruchtung wird in den Oogonien, welche sich mit einer eigenthümlichen Rindenzellschicht bekleiden, eine Oospore erzeugt, welche sich selbst wieder in eine parenchymatische Frucht umbildet, aus deren Zellen in der nächsten Vegetationsperiode die ersten Schwärmsporen hervorkommen (Pringsheim).

Die Schwärmsporen (Fig. 165 *D*) können in allen vegetativen Zellen der Coleochaeten entstehen, bei C. pulvinata vorzugsweise aus den Endzellen der Zweige; sie bildet sich immer aus dem ganzen Inhalt der Mutterzelle und entweicht durch ein rundes Loch in der Haut derselben.

Das Oogonium ist immer die Endzelle eines Zweiges, bei C. scutata also die Endzelle einer radialen Reihe (Nägeli). Die Einzelnheiten seiner Ausbildung unterliegen, je nach dem Wuchs der Pflanze, manchen, wenn auch untergeordneten Modificationen; wir betrachten zunächst eine Species, die C. pulvinata (Fig. 165), etwas genauer. Die Endzelle eines Zweiges schwillt an und verlängert sich zugleich in einen engen Schlauch (*og* links in *A*), der sich dann öffnet (*og''* rechts in *A*) und einen farblosen Schleim austreten lässt. Das chlorophyllhaltige Protaplasma des ausgebauchten Theils bildet den Eikörper, in welchem ein Zellkern sichtbar ist. Gleichzeitig entstehen an benachbarten Zellen die Antheridien, indem zwei bis drei Ausstülpungen (*an* in *A*) hervorwachsen, die sich durch Querwände abgliedern; jede so gebildete ungefähr flaschenförmige Zelle ist ein Antheridium, ihr gesammter Inhalt bildet ein Spermatozoid (*z*) von ovaler Form mit zwei Cilien, welches sich wie eine Schwärmspore bewegt, dessen Eintritt in das Oogonium aber noch nicht beobachtet wurde. Die Wirkung der Befruchtung macht sich im Oogonium indessen dadurch bemerklich, dass sich der Inhalt desselben mit einer eigenen Haut umgiebt, die Oospore bildet; diese wächst nun noch beträchtlich fort und zugleich beginnt die Umrindung des Oogoniums (*r*),

indem aus der Trägerzelle desselben Zweige hervorwachsen (*A*, *og''*), welche sich ihm dicht anschmiegen; sie bilden ihrerseits Zweige, welche sich ebenfalls anschmiegen und quer theilen; auch Zweige anderer Aeste legen sich an (*B*); nur der Halstheil des Oogoniums wird nicht berindet. Diess Alles geschieht im Mai bis Juli; während nun später die Inhalte der übrigen Zellen der Pflanze verschwinden, färben sich die Wände der Oogoniumrinde tief dunkelbraun. Erst im nächsten Frühjahr beginnt die weitere Umbildung der Oospore innerhalb des berindeten Oogoniums; durch succedane Zweitheilung bildet sich ein parenchymatisches Gewebe; die Rinde wird gesprengt und abgeworfen (Fig. 165 *C*), aus jeder Zelle

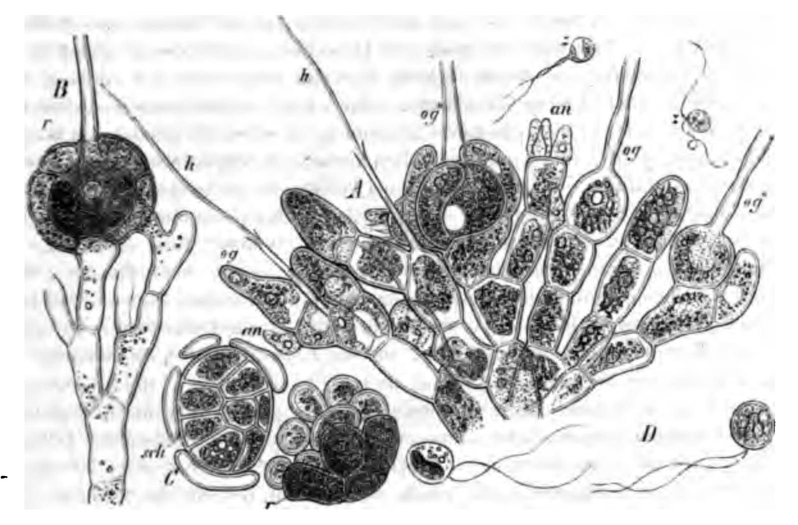


Fig. 165. *A* Theil eines fructificirenden Stockes von Coleochaete pulvinata (350); *B* reifes berindetes Oogonium; *C* keimende Früchte von C. pulvinata, in deren Zellen die Schwärmsporen gebildet werden; *D* Schwärmsporen. (*B*—*D* 280mal vergr.). Nach Pringsheim.

der Frucht entsteht eine gewöhnliche Schwärmspore, aus dieser eine ungeschlechtliche Pflanze. — Von diesen Vorgängen weicht C. scutata (die am meisten abweichende) nur insofern ab, als hier die sich berindenden Oogonien in der Fläche der Scheibe liegen und die Antheridien durch Viertheilung von Scheibenzellen entstehen. —

Die Florideen[1]) sind eine ausserordentlich formenreiche Algengruppe, die mit wenigen Ausnahmen (Batrachospermum, Hildenbrandtia) dem Meer angehört. Im normalen Zustand sind sie roth oder violett gefärbt: die grüne Farbe ihrer Chlorophyllkörper ist durch ein rothes, durch kaltes Wasser ausziehbares Pigment verdeckt[2]). Von den übrigen Algen unter-

---

1) Nägeli und Cramer: Pflanzenphysiol. Untersuchungen. Zürich 1855. Heft I. 1857. Heft IV. — Thuret, Ann. des sc. nat. 1855. (Recherches sur la fécondation etc.) — Pringsheim: Ueber die Befruchtung und Keimung der Algen. Berlin 1855. — Nägeli, Sitzungsber. der k. bayerischen Akad. d. Wiss. — Bornet u. Thuret: Annales des sc. nat. 1867. 5. série. T. VII. — Solms-Laubach, bot. Zeitg. 1867. No. 21, 22.

2) Der rothe Farbstoff wurde von Rosanoff mit kaltem Wasser ausgezogen und genauer untersucht; er ist im durchfallenden Licht karminroth, im reflectirten röthlich gelb; diese Fluorescenz zeigen auch die Chlorophyllkörner selbst, welche mit grüner Farbe zurückbleiben, wenn der rothe Farbstoff (das Phycoërythrin) bei Verletzung der Zellen aus ihnen heraus diffundirt; ebenso bleibt die ganze Pflanze grün zurück, wenn der rothe Farbstoff durch Wasser extrahirt oder durch Erwärmen zerstört wird (Rosanoff in Comptes rendus 9. April 1866). — Neben den durch das Phycoërythrin gerötheten Chlorophyllkörnern fand Cohn in Bornetia farb-

Inflorescenzen die conidientragenden Zweige hervorzustrecken; auf diese Weise kann d
(einzellige) Mycelium auch überwintern, bei Peronospora infestans z. B. innerhalb der Ka
toffelknollen, um im nächsten Frühjahr in den Keimtrieben sich weiter zu entwickeln.
Die Sexualorgane der Peronosporeen entwickeln sich im Inneren des Gewebes der Nährpflanz
kugelig anschwellende Zweigenden des Myceliums gestalten sich zu Oogonien (Fig. 169 *A*, *og*
in deren jedem aus einem bestimmten Theil des Protoplasmas eine Eikugel entsteht *B*, *os*
von einem anderen Myceliumaste her wächst ein Zweig dem Oogonium entgegen, legt si
anschwellend dicht an, und indem sich der dickere Theil durch eine Querwand (ähnli
wie das Oogonium selbst) absondert, bildet er sich zum Pollinodium aus; sobald die Oosphä
gebildet ist, bohrt sich ein feiner Zweig des Antheridiums (*B*, *an*) durch die Oogonienha
und dringt in die Oosphäre ein. Nach der Befruchtung umgiebt sich diese mit einer Hau
die, sich verdickend, eine äussere rauhe, buckelige, dunkelbraune Schale (Exosporiun
und eine innere Hautschicht (Endospor) bildet. — Diese Oosporen überdauern den Wint
und keimen dann, bei Peronospora Valerianellae auf feuchtem Boden einen Mycelium
schlauch bildend; die von Cystopus aber erzeugen Zoosporen, indem sich das Endospor
blasenartig aus dem zerreissenden Exospor hervordrängt (Fig. 169 *F*) und dann platzt
werden die Zoosporen (*G*) frei und verhalten sich genau so, wie die aus Conidien hervor-
gegangenen Zoosporen dieser Gattung. — 3) Von den Mucorineen mag Mucor stolonifer[1]
hier erwähnt werden; er bewohnt todte oder absterbende Pflanzentheile, besonders
fleischige Früchte, die durch seinen Eingriff rasch in Fäulniss übergehen. Das Mycelium
bildet 1—3 Centimeter lange, über das Substrat hinkriechende stolonenähnliche Schläuche,
die sich durch wurzelähnliche Zweige, später Querwände bildend, jenem dicht anlegen,
während aufsteigende Zweige von 2—3 Millim. Höhe zu Sporangienträgern werden; das
Ende der letzteren schwillt kugelig an und füllt sich mit Protoplasma; eine Querwand,
welche diese Anschwellung von dem Schlauchträger trennt, wölbt sich convex hoch hinauf
in den Raum des Sporangiums, in welchem nun zahlreiche kleine Sporen entstehen; diese
werden durch Zerfallen der Wandung frei und keimen nur auf einer ernährungsfähigen
Unterlage (nicht in reinem Wasser), indem sie sofort einen Keimschlauch treiben; doch
können sie auch Monate lang im Trockenen ihre Keimfähigkeit bewahren. Erst wenn das
Mycelium zahlreiche Sporangienträger erzeugt hat, beginnt unterhalb des von ihm gebil-
deten weissen, filzigen Geflechtes die Entstehung der Zygosporen; wo sich zwei der
derben Myceliumschläuche berühren, da treibt jeder eine Aussackung, die sich der des
anderen dicht anlegt. Beide wachsen so zu beträchtlicher Grösse, Keulenform annehmend,
heran; dann tritt in jedem eine Querwand auf, durch welche das dicke Ende als Copula-
tionszelle abgeschnitten wird; die eine der beiden sich breit berührenden Copulationszellen
ist kleiner als die andere; dann wird die sie trennende Wand aufgelöst, die beiden Zellen
verwachsen in eine einzige Zelle (Zygospore), die sich noch vergrössert bis $1/_5$ Mill. und
die Form einer an den beiden Tragzellen abgeplatteten Kugel annimmt, deren Episporium
dunkelblauschwarz und dick ist. Die Zygosporenbildung findet im Mai, Juni, Juli auf Kir-
schen und Beeren statt und nimmt vierundzwanzig Stunden in Anspruch. Die Keimung der
Zygosporen ist bei einer anderen Art Mucor Syzygites (der fleischige Schwämme bewohnt)
beobachtet, wo sie einen Keimschlauch bilden, auf welchem sich ein Fruchtträger mit un-
geschlechtlichen Sporen entwickelt; diese ihrerseits erzeugen ein Mycelium, welches zuerst
Zygosporen und dann wieder ungeschlechtliche Sporen bildet. Es findet also ein Genera-
tionswechsel statt. — Andere Mucorarten, wie M. Mucedo, bringen neben den kugeligen
Sporenbehältern auch noch Conidien hervor.



1) De Bary und Woronin, Beiträge zur Morph. u. Phys. der Pilze. Frankfurt a. M. 1866,
p. 25. — Ueber Pilobolus crystallinus vergl. Cohn, nova Acta Acad. nat. curios. Bd. 15, I. Abth.
p. 510.

II. Die Hypodermier[1]. Von dieser Ordnung betrachten wir die bis jetzt am besten bekannte Puccinia graminis aus der Familie der Uredineen); die Entwickelung zeigt hier nicht nur einen scharf ausgeprägten Generationswechsel (obgleich hier noch keine Sexualorgane bekannt sind), sondern auch die damit verbundene Heteröcie, die auch bei manchen anderen Pilzen, aber kaum so deutlich ausgesprochen, vorkommt; als Heteröcie bezeichnet nämlich De Bary die Eigenthümlichkeit, wonach bestimmte Generationen eines parasitischen Pilzes ausschliesslich auf einer bestimmten Nährpflanze oder einer Gruppe von solchen sich entwickeln, während ein anderes Entwickelungsstadium derselben Species ausschliesslich nur auf einer andereren Nährpflanze gedeiht.

Auf den Blättern von Berberis vulgaris findet man im Frühjahr angeschwollene gelbliche Stellen, zwischen deren Parenchymzellen feine Myceliumfäden dichte Geflechte bilden (Fig. 170 *A* und *I* die zwischen den Zellen liegende hier punctirte Substanz); in diesen angeschwollenen Stellen finden sich zweierlei Fructificationen, die Spermogonien, welche etwas früher auftreten, und die Aecidien. Die Spermogonien (*I*, *sp*) sind urnenförmige Behälter von einer Hyphenschicht als Hülle umschlossen; haarähnliche Fäden, welche die Höhlung auskleiden, ragen aus der Oeffnung der Spermogonien, die Epidermis des Blattes durchbrechend, pinselähnlich hervor; der Grund der Spermogonien ist mit kurzen Hyphenzweigen bedeckt, deren Enden zahlreiche, sehr kleine, sporenähnliche Körnchen, die Spermatien, abschnüren. Die zweite Fruchtform ist viel grösser und wurde früher für eine eigene Pilzgattung, Aecidium, gehalten, deren Name jetzt aber zur Bezeichnung einer bestimmten Fruchtform im Entwickelungskreise der Puccinia verwendet wird; diese Aecidiumfrüchte, welche demselben Myce-

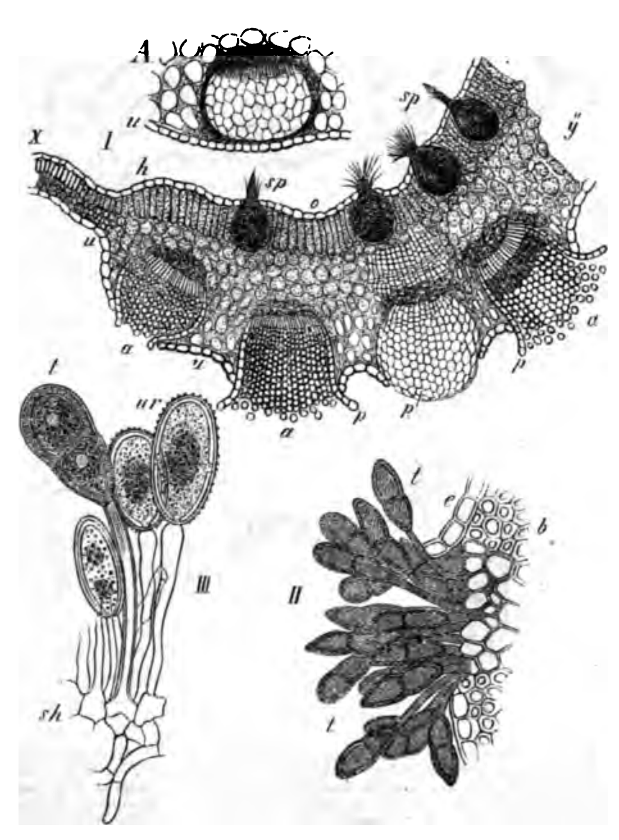


Fig. 170. Puccinia graminis: *A* Theil eines Blattquerschnittes von Berberis vulgaris mit einer jungen Aecidiumfrucht: *I* Blattquerschnitt von Berberis mit Spermogonien *sp* und Aecidiumfrüchten *a*; *p* deren Peridium: zwischen *u* und *y* ist das Blatt monströs verdickt, bei *x* seine natürliche Dicke; *II* ein Teleutosporenlager auf einem Queckenblatt, *e* dessen zerrissene Epidermis, *b* dessen subepidermale Fasern; *t* Teleutosporen; *III* Theil eines Uredosporenlagers mit Uredosporen *ur* und einer Teleutospore *t*; *sh* subhymeniale Hyphen. (*A* und *I* nach der Natur, *II*, *III* nach De Bary.)

---

1) De Bary in Monatsber. der königl. Akad. der Wiss. in Berlin 1865; 12. Januar. — Derselbe: recherches sur le developpement de quelques champignons parasites. Annales d. sc. nat. 4. série, T. XX, cahier 1. — Rees, die Rostpilze der deutschen Coniferen, Halle 1869.

lium wie die Spermogonien entstammen, sind anfangs unter der Epidermis de: gelegen, wo sie einen knolligen, parenchymähnlichen Körper darstellen (*A*), der (von einer Hülle feiner Hyphen umgeben ist. Im entwickelten Zustande durchbı Aecidiumfrucht die Blattepidermis und bildet einen offenen Becher, dessen V (Peridie *p*) aus einer Schicht hexagonaler Zellen besteht, die reihenweise geordnet : an der Basis des Bechers von basidienartigen Hyphenzweigen erzeugt werden. De des Bechers wird von einem Hymenium eingenommen, dessen Hyphen ihre Spitz aussen kehren und beständig neue conidienartige Sporen abschnüren, die, durcl seitigen Druck anfa lyëdrisch, sich sp runden und an d nung des Bechers anderfallen (*I*, *a*); ridie selbst ersch eine peripherische derartiger Sporen, verbunden bleiben: wohl wie die Spoı halten rothe Körn Die auf den Berb tern erzeugten A sporen entwickel dann ein Mycelium die Keimung auf de fläche eines Grasl oder Stengels (z. Triticum, Secale) det. In diesem Fal gen die Keimsc durch die Poren de öffnungen ein, un Parenchym der Gra erzeugte Mycelium binnen 6—10 Tag neue Fruchtform, di ebenfalls für eine Pilzgattung gehalt Uredo genannt Diese Uredofrüch Puccinia graminis schmale, lange, rot ste unter der Epider Blätter und Sten Gräser; auf dem Mycelium erheben sich dicht gedrängte Hymenialzweige senkrecl die Epidermis und erzeugen durch Abgliederung grosse ellipsoidische Sporen (Uredo deren Protoplasma rothe Körnchen enthält (*III*, *ur* Fig. 170). Diese Uredosporen nach Zerreissung der Epidermis ausgestreut und keimen nach einigen Stunden auf d fläche von Gräsern (Fig. 171 *D*); nur in diesen bilden sie neue Mycelien, aus denen i Tagen wieder Uredofrüchte entstehen; auch die Sporen entsenden ihre Keimsc durch die Spaltöffnungen in's Innere. Während auf diese Weise der Pilz in seinei Form während des Sommers auf Graspflanzen sich in vielen Generationen vermehrt, 1 den älteren Uredofrüchten die Bildung einer neuen Sporenform: es werden ne

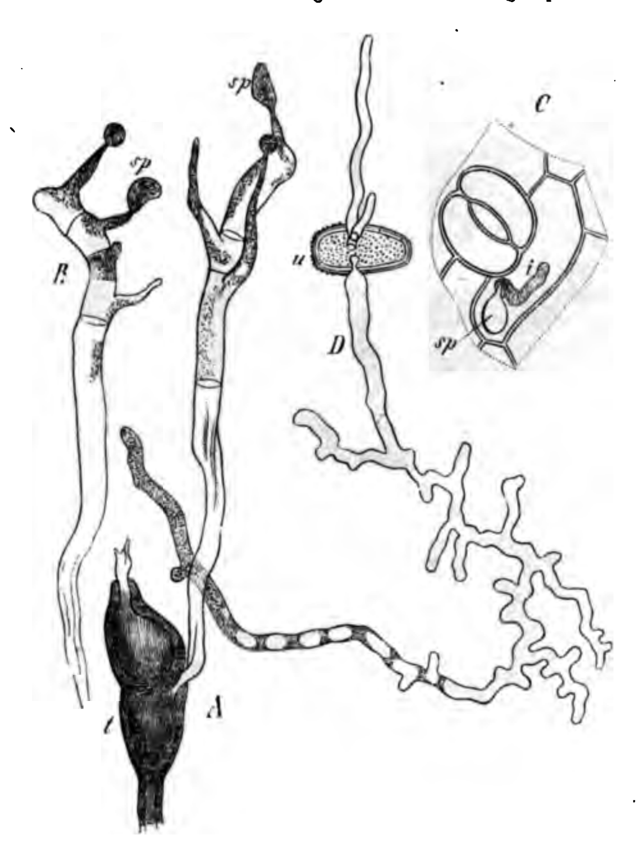


Fig. 171. *Puccinia graminis*; *A* keimende Teleutospore *t*, deren Promycelium die Sporidien *sp* bildet; *B* ein Promycelium (nach Tulasne); *C* ein Stück Epidermis der unteren Blattfläche von Berberis vulgaris mit einer keimenden Sporidie *sp*, *i* der eingedrungene Schlauch derselben; *D* eine keimende Uredospore 14 Stunden nach der Aussaat (nach De Bary l. c.).

rundlichen Uredosporen auch lange, zweizellige Sporen, die Teleutosporen erzeugt (*III, t*); später hört in den Uredofrüchten die Bildung der Uredosporen ganz auf, es werden nur Teleutosporen gebildet (*II*), und damit schliesst die Vegetationsperiode. Die Teleutosporen überdauern an den Grashalmen den Winter und keimen erst im Frühjahr; sie treiben aus ihren beiden Zellen kurze, septirte Keimschläuche (Fig. 171 *A*, *B*), an deren Endgliedern auf dünnen Zweigen sofort kleine Sporen, die Sporidien, erzeugt werden. Diese Sporidien aber entwickeln nur dann ein neues Mycelium, wenn sie auf der Oberfläche von Berberisblättern keimen; ihre Keimung unterscheidet sich aber noch von der der anderen Sporenformen dadurch, dass der Schlauch, ähnlich wie bei den Peronosporen, sich in die Epidermiszellen einbohrt (*C*, *sp* und *i*), diese durchsetzend in's Parenchym gelangt und dort ein Mycelium bildet, welches die Intumescenz des Blattes, von deren Betrachtung wir ausgingen, hervorruft; dieses Mycelium erzeugt nun wieder Spermogonien und Aecidiumfrüchte. — (Wenn innerhalb dieses Generationswechsels eine Befruchtung oder eine Copulation vorkommen sollte, so würde man sie wahrscheinlich an dem Mycelium im Berberisblatt zu suchen haben, so dass die Aecidiumfrüchte das Resultat derselben wären).

III. Basidiomyceten. Obgleich in diese Abtheilung gerade die grössten, und schönsten und stattlichsten Pilze gehören, so ist doch gerade bei ihnen der Entwickelungsgang noch sehr lückenhaft bekannt. Gegenüber dem Gestaltenreichthum im Generationswechsel der meisten übrigen Pilze, gegenüber den merkwürdigen Erscheinungen am Mycelium der Ascomyceten fällt es ungemein auf, dass hier ähnliche Verhältnisse noch nicht constatirt werden konnten; man kennt die Entstehung der meist grossen Fruchtkörper aus dem Mycelium und ihre weitere Gestaltung in ihren gröberen Zügen, man kennt die Keimung ihrer Basidiosporen; es ist aber unbekannt, welche Schicksale das Mycelium treffen, bevor es die Fruchtkörper bildet. Ich beschränke mich daher auf einige morphologische Andeutungen über die Entwickelung der letzteren bei den auffallendsten Formen der Hymenomyceten und Gastromyceten.

1) Unter den *Hymenomyceten*[1]) sind die bekanntesten und häufigsten die sogenannten Hutpilze. Das Gebilde, welches man hier gewöhnlich als den Pilz oder Schwamm bezeichnet, ist der Fruchtträger, der aus einem im Boden, Holz oder sonstwie vegetirenden Mycelium hervorsprosst. Gewöhnlich, aber nicht immer, ist der Hut gestielt; auf der Unterfläche des Hutes liegt die Hymenialschicht auf mannigfach gestalteten Vorsprüngen der Hutsubstanz; bei der Gattung Agaricus sind diese Vorsprünge zahlreiche, radial vom Stielansatz zum Hutrande laufende, senkrecht hängende Lamellen, bei Cyclomyces bilden derartige Lamellen concentrische Kreise, bei Polyporus, Daedalea sind sie netzartig unter einander verbunden, bei Boletus bilden sie dicht gedrängte, senkrecht stehende Röhren, die bei Fistulina einzeln stehen; bei Hydnum ist die Unterseite des Hutes mit herabhängenden weichen Stacheln, wie mit Eiszapfen, besetzt, deren Oberfläche das Hymenium trägt u. s. w. — In vielen Fällen ist der Fruchtkörper nackt, in anderen ist die Unterseite des Hutes mit einer später zerreissenden Haut überspannt (Velum partiale), oder Hut und Stiel sind in eine solche eingehüllt (Velum universale), oder endlich bei wenigen Arten (Amanita) ist beides vorhanden. Diese Schleierbildungen hängen mit dem Gesammtwachsthum des ganzen Fruchtkörpers zusammen; die nackten Hüte sind ihrer Entstehung nach gymnocarp, die beschleierten machen den Uebergang zu den angiocarpen Fruchtkörpern der Gastromyceten[2]). — Agaricus variecolor (Fig. 172) ist gewissermassen eine Mittelbildung zwischen nacktem und mit Velum universale versehenen Hut. Der Fruchtkörper entsteht hier als ein schlanker Kegel auf

1) Ueber die zweifelhaften, nicht auf Basidien erzeugten Sporenformen bei einigen Hymenomyceten siehe De Bary, Morphol. und Physiol. d. Pilze p. 190. — Ueber Exobasidium Vaccinii, einen sehr einfachen in Vaccinium schmarotzenden Hymenomyceten, vergl. Woronin. Freiburg i. Br. 1867.

2) Ausführlicheres über diese Verhältnisse bei De Bary: Morphol. und Physiol. der Pilze. p. 16.

dem Mycelium (a u. b), der aus parallelen, am Gipfel fortwachsenden Hyphen besteht (c) schon frühzeitig ist eine äussere Hyphenschicht vorhanden, die den ganzen Körper als lockere Hülle umgiebt; später hört das Spitzenwachsthum auf; die Hyphenzweige des Pilzes wenden sich unterhalb des Gipfels auswärts (II, III) und bilden so den Hut (IV), dessen Rand centrifugal fortwächst; auf seiner Unterfläche treten die Lamellen hervor; indem der Hutrand sich vom Stiele entfernt, wird die lockere peripherische Hyphenschicht hier ausgespannt (v in IV) und bildet ein rudimentäres Velum universale. — Ein Beispiel für die Entstehung eines gestielten Hutes mit Velum partiale bietet der bekannte Champignon (Agaricus campestris). Fig. 173 zeigt in A ein kleines Stück des sehr ausgebreiteten, netzartig anastomosirenden Myceliums (m), aus welchem zahlreiche Fruchtkörper hervorsprossen; diese sind anfangs birnförmige solide Körper (I), aus gleichartigen jungen Hyphen zusammengesetzt;

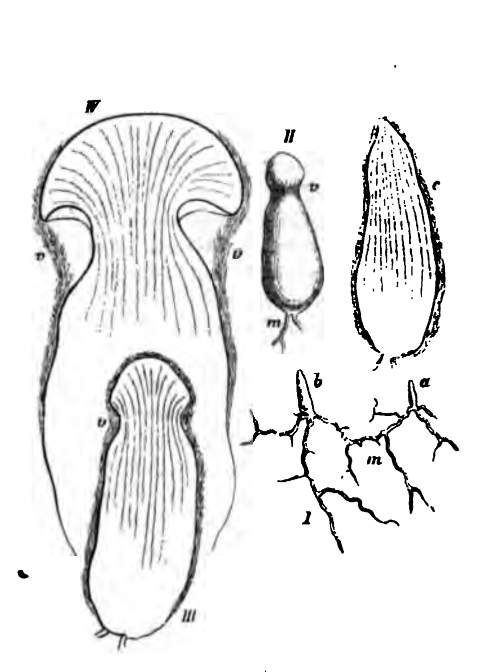


Fig. 172. Agaricus variecolor; I Mycelium (m) mit jungen Fruchtträgern a und b (natürl. Grösse); c einer dieser letzteren im Längsschnitt vergr.; II ein älterer Fruchtträger mit beginnender Hutbildung, in III derselbe längs durchschnitten; IV ein weiter fortgeschrittener Hut; v das Velum. — Die Linien in den Längsschnitten bezeichnen den Verlauf der Hyphen.

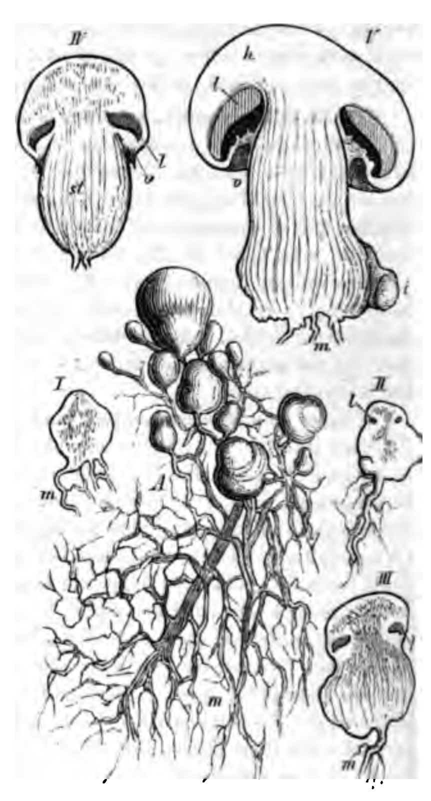


Fig. 173. Agaricus campestris, natürl. Grösse (siehe den Text).

gesetzt; schon früh weicht das Hyphengewebe unter dem Gipfel eine ringförmige Luftlücke bildend (II, l) aus einander; mit dem Wachsthum des ganzen Körpers vergrössert sich auch diese Lücke, deren obere Wand die Unterseite des Hutes darstellt, aus welcher die radialen Hymeniumlamellen abwärts hervorwachsen (III, l) und die Luftlücke ausfüllen. Von der Basis des Strunkes laufen die Hyphen zum Hutrande, die äussere Wand der Luftlücke bildend; das im Centrum der letzteren liegende Gewebe verlängert sich zum Stiel (st IV), während der Hutrand sich immer weiter von diesem entfernt; dadurch werden die unter der die Lamellen enthaltenden Luftlücke liegenden Hyphen ausgedehnt, sie trennen sich von unten aufwärts vom Stiel und bilden nun eine Haut (V, v), welche vom oberen Theile

des Stiels unter den Lamellen hin zum Hutrande verläuft, in welchen hinein ihre Hyphen sich fortsetzen. Wenn endlich durch Streckung des Gewebes der Hut sich horizontal ausbreitet, so reisst die Haut das Velum von seinem Rande ab und hängt wie eine Manchette am Stiel herab (Vergl. auch p. 83, Fig. 68, Boletus flavidus).

Das Hymenium überzieht, wie schon erwähnt, die Oberfläche der lamellenförmigen, zapfenartigen, röhrenähnlichen u. s. w. Hervorragungen der Unterseite des Hutes. Ein tangentialer Durchschnitt des letzteren giebt in allen drei Fällen beinahe dasselbe Bild, wie Fig. 171, welches nach Agaricus campestris entworfen ist; *A* zeigt ein Stück einer tangential herausgeschnittenen Scheibe des Hutes, *h* Hutsubstanz, *l* die Lamellen; in *B* ist ein Stück einer Lamelle etwas stärker vergrössert, um den Hyphenverlauf zu zeigen; der Körper der Lamelle die sogen. Trama (*t*) besteht aus langgliederigen Zellreihen, die von der Mittelfläche aus nach der rechten und linken Fläche hin divergiren, dort werden die Hyphenglieder kurz, rund, sie bilden die subhymeniale Schicht (*sh* in *B* und *C*; aus diesen kurzen Gliedern entspringen dicht gedrängt und senkrecht auf der Aussenfläche der Lamelle die keulenförmigen Schläuche *q*, welche zusammen die Hymenialschicht darstellen (*hy* in *B*). Viele dieser Schläuche bleiben steril und werden Paraphysen genannt, andere bilden die Sporen, es sind die Basidien. Jedes Basidium erzeugt hier nur zwei, bei anderen Hymenomyceten meist vier Sporen. Das Basidium treibt zunächst ebenso viel dünne Zweige (*s'*), als Sporen entstehen sollen; jeder dieser Zweige schwillt am Ende an, diese Anschwellung vergrössert sich und wird zur Spore *s''*, *s'''*, welche abfallend den Stiel, auf dem sie sass, zurücklässt *s''''*.

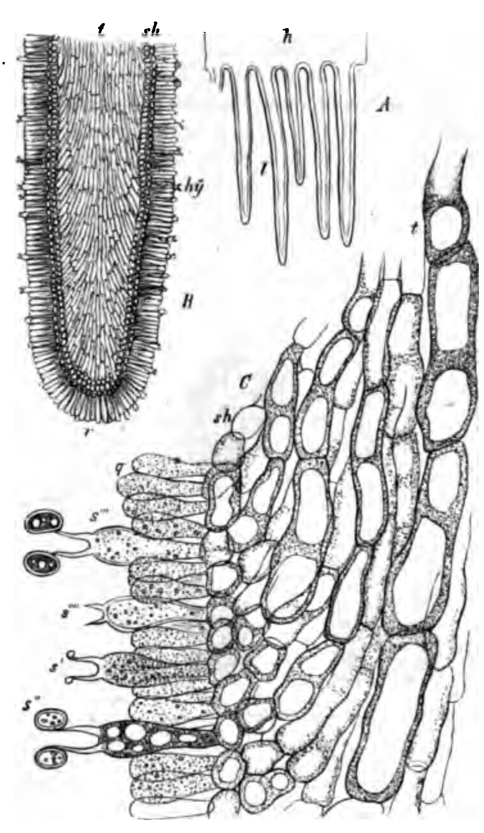


Fig. 171. Agaricus campestris, Bildung des Hymeniums. *A* u. *B* schwach vergr. *C* ein Theil von *B* 550mal vergr. Die feinpunktirte Substanz ist Protoplasma.

Ueber die Gewebebildung dieser Gruppe will ich nur noch die eine Bemerkung beifügen, dass im Fruchtkörper mancher Agaricinen (Lactarius), einzelne, vielverzweigte Hyphen sich in Milchsaftgefässe umbilden, aus denen bei Verletzung grosse Massen von Milchsaft ausfliessen.

2. Die *Gastromyceten* stimmen in der Sporenbildung mit den vorigen überein (oft werden acht Sporen auf einem Basidium erzeugt), ihre Fruchtkörper sind aber sämmtlich angiocarp, die Hymenien werden im Innern der anfangs meist kugeligen oder doch äusserlich nicht gegliederten Fruchtkörper gebildet; durch merkwürdige Differenzirungen der Gewebeschichten und Wachsthum gewisser Hyphencomplexe aber oder durch blosses Aufspringen der äussern Schicht (Peridie) werden die Sporen ausgestreut. Das Wesen dieser Vorgänge, die in ihrer äusseren Erscheinung ungemein mannigfaltig sind, wird durch zwei Beispiele begreiflich werden. Von den zierlichen Nidularieen wähle ich das erste Beispiel, Cruci-

bulum vulgare[1]). Das Mycelium bildet einen kleinen weissen Flocken verzweigter Hyphen, die oberflächlich auf Holz hinkriechen. In der Mitte des Flockens verflechten sie sich zu einem rundlichen, dichten Knötchen, der Anlage des Fruchtkorpers; durch Einschiebung neuer Hyphenzweige wächst die Kugel und nimmt nach und nach cylindrische Form an. Die äusseren Fäden des kugeligen Convoluts bilden schon frühzeitig auswärts gerichtete, verzweigte, gelbbraune Aeste, die eine dichte Behaarung darstellen. Während die Kugel sich zum Cylinder umformt, entsprossen ihr zahlreiche braune, auswärts gerichtete Fäden (Fig. 175, *rf*), die eine festgeflochtene Schicht, die äussere Peridie, und ausserhalb derselben eine dichte Masse radialer Haare bilden. Während sich die Zellwände dieser Theile dunkel färben, bleibt das innere Gewebe farblos (*A*), sein Scheitel verbreitert sich, die Haare treten hier aus einander, die äussere Peridie hört an der Scheitelfläche auf (Fig. 176 *ap*). Unterdessen beginnt im Inneren des Pilzes die Differenzirung des Gewebes; anfangs ist dieses aus dicht verflochtenen, vielverzweigten Hyphen gebildet, zwischen denen sich viel Luft vorfindet, wodurch das Ganze weiss erscheint. Die Differenzirung des Inneren



Fig. 175. Crucibulum vulgare, *A*, *B*, *C* wenig vergr. im Längsschnitt, *D* ganzer fast reifer Pilz von aussen gesehen in natürl. Grösse.



Fig. 176. Crucibulum vulgare. Oberer Theil des Längsschnitts durch einen jungen Fruchtkörper; vergr. Entspricht ungefähr *B* in Fig. 175. Der Schnitt ist im durchfallenden Licht gesehen, die dunkelen Partieen im Inneren sind solche, wo sich Luft zwischen den Hyphen befindet, in den hellen Partieen hat sich zwischen den Hyphen durchsichtige, luftfreie Gallert gebildet. Was in dieser Figur hell ist, erscheint in der vorigen dunkel.

besteht nun darin, dass gewisse Portionen des lufthaltigen Geflechtes verschleimen und luftfrei werden; zwischen den Fäden entsteht eine hygroskopische, durchsichtige Gallert, während an anderen Stellen keine solche gebildet wird. Zunächst beginnt die Verschleimung unter der Oberfläche des weissen Kerns (Fig. 175 *A*), wodurch die äussere Schicht desselben zur inneren Peridie sich umbildet, sie ist ein farbloser, aus der dunkeln, äusseren Peridie hervorragender Sack, vorzugsweise von longitudinal aufwärtslaufenden Hyphenzweigen zusammengesetzt (Fig. 176 und Fig. 177 *ip*); während diese Differenzirung von unten nach oben fortschreitet, bilden sich in einer tiefer nach innen liegenden Schicht des weissen lufthaltigen Kerns an einzelnen Punkten kleine verschleimte Areolen, von unten nach oben fortschreitend, wie alle folgenden Differenzirungen (Fig. 175 *B* und Fig. 176).

1) Vergl. J. Sachs in Botan. Zeitg. 1855.

Zugleich schreitet die Verschleimung von der inneren Peridie her nach innen vor und lässt um jede der zuletzt erwähnten Schleimstellen einen Hof von lufthaltigem Gewebe übrig (Fig. 176); jeder solche Hof bildet sich später durch dichte Verflechtung seiner Hyphenzweige zu einer festen zweischichtigen Hülle aus, in welcher der verschleimte Kern liegt: er mag in Ermangelung eines besseren Wortes als Sporangium bezeichnet werden. Während die Verschleimung das Centrum des Pilzes erreicht, wachsen die Sporangien zu linsenförmigen Körpern heran; schon frühe ist an der unteren äusseren Stelle jedes Sporangiums ein Schleimpunkt entstanden, der Nabelfleck des Sporangiums, von ihm aus läuft ein dichter Fadenstrang abwärts zur Peridie (der Nabelstrang *n* in Fig. 176, *ns* in Fig. 177); dieser selbst ist umgeben von einem conischen Beutel, der wie eine Tasche den Strang umgiebt (*t*); die Tasche verschleimt später erst, der Strang läuft oben in die verschleimte Nabelgrube aus, wo er sich in seine hier mehr gelockerten Fäden auflöst. — Das verschleimte Gewebe im Inneren jedes Sporangiums schwindet, der Form des letzteren entsprechend wird der innere Raum linsenförmig, und aus den inneren Hyphenschichten des Sporangiums entstehen nun die das Hymenium bildenden Zweige nach innen gerichtet. Jedes Sporangium ist also innen mit einer Hymeniumschicht ausgekleidet; sie wird von Paraphysen und Basidien gebildet, welche letzteren je vier Sporen auf kleinen Stielchen bilden. Mit zunehmender Reife des Pilzes dehnt sich der obere Theil der inneren Peridie als Epiphragma flach aus, zerreisst später und schwindet; so öffnet sich der Pilz zu einem Becher; der die Sporangien umgebende Schleim vertrocknet, und jene liegen nun, von ihren Nabelsträngen, die sich befeuchtet in lange Fäden ausziehen lassen, gehalten, frei in dem von der Peridie gebildeten Becher. — Denkt man sich die Sporangien dichter beisammen und zahlreicher, ihre Wände weniger dicht, so erhellt man die rundlichen, zellenähnlichen Loculamente, wie sie im Fruchtkörper anderer Gastromyceten (Octaviania, Scleroderma u. s. w.) vorkommen.



Fig. 177. Crucibulum vulgare; oberer Theil der rechten Seite eines Längsschnitts durch den entwickelten Fruchtkörper, um den Fadenverlauf zu zeigen; die Zahl der Fäden ist, damit die Deutlichkeit nicht gestört werde, geringer, ihre Dicke bedeutender, als der Natur entspricht.

Noch auffallender sind die durch innere Differenzirung der Gewebe bewirkten Veränderungen bei den Phalloideen, von denen ich nur die Hauptmomente bei Ph. impudicus hervorheben will. Auch hier ist der junge Fruchtkörper, der auf dem docksträngigen, unterirdisch perennirenden Mycelium entsteht, anfangs ein homogenes Fadenconvolut, in welchem während des Heranwachsens die Differenzirung beginnt und fortschreitet. Hat der Körper die Grösse und Form eines Hühner- oder selbst Gänseeies erreicht, so ergiebt ein Längsschnitt das in Fig. 178 dargestellte Bild. Das Gewebe besteht jetzt aus verschiedenen Portionen, die sich in vier Gruppen eintheilen lassen: 1) Die **Peridie**; sie ist zusammengesetzt aus der äusseren, festen, dicken, weissen Haut *a*, einer inneren weissen, festen, aber dün-

nen Haut *i*, und einer dicken Schicht **verschleimten** Hyphengewebes *g* (Gallertschicht). — 2) Der sporenbildende Apparat, die sogen. Gleba *sp*, aussen begrenzt von der inneren Peridie *i*, innen von der festen dicken Hautschicht *t*; von dieser ragen Wände nach aussen, welche unter sich wabenartig verbunden sind und die Gleba in zahlreiche Kammern eintheilen: in diesen Kammern befinden sich die fertilen Hyphenäste, auf deren Basidien vier oder mehr Sporen gebildet werden, in grosser Zahl, so dass bei der Reife die schwarzgrüne Gleba fast allein aus Sporen zu bestehen scheint. — 3) Der Stiel oder Träger *st*; er besteht aus lufthaltigem Gewebe, welches zahlreiche enge Kammern bildet, die Kammern sind aber jetzt noch sehr eng; der Stiel ist hohl, d. h. der axile Theil eines Gewebes ist in eine zerfliessende Gallert umgewandelt; der so entstehende Canal ist bei manchen Individuen oben offen, bei anderen durch die innere Peridie geschlossen; — 4) der sogen. Napf *n*; er bildet eine niedrige breite Säule von festerem Gewebe, dessen äusserer Theil oben in die innere Peridie ausläuft, während er gleichzeitig eine erweichende Schicht zwischen den Stiel und die innere Haut der Gleba (*t*) hinaufschickt; die Basis des Napfes geht continuirlich in die äussere feste Peridie über. — In diesem Zustand erreichen die Sporen ihre Reife; zum Zweck ihrer Aussaat aber beginnt jetzt eine kräftige Ausdehnung des Trägers, *st*; die Peridie reisst am Scheitel, die Gleba löst sich von der inneren Peridie ab, indem diese bei *x* zerreisst und die Haut *t* sich unten ablöst; so wird die Gleba auf dem Gipfel des Trägers *st* hoch über die Peridie emporgehoben, indem der Träger die Höhe von sechs bis zwölf Zoll erreicht; diese Ausdehnung wird durch Erweiterung seiner Kammern erreicht, die dem fertigen Stiel das Aussehen eines grobporösen Schwammes geben; mit seiner Verlängerung nimmt er auch in der Dicke entsprechend zu. Die Sporenmasse der Gleba tropft nun, indem ihre Hyphen zerfliessen, als dicker, zäher Schleim herab, endlich bleibt von der Gleba nur noch die mit wabenähnlichen Wänden besetzte Haut *t* übrig, welche wie eine Manchette von dem Scheitel des Stiels herabhängt und Hut genannt wird. — Die Einzelheiten dieser Vorgänge lassen nun bei den verschiedenen Arten der Phalloideen die mannigfaltigsten Variationen zu, worüber Corda l. c. und De Bary l. c. p. 84 nachzusehen sind.

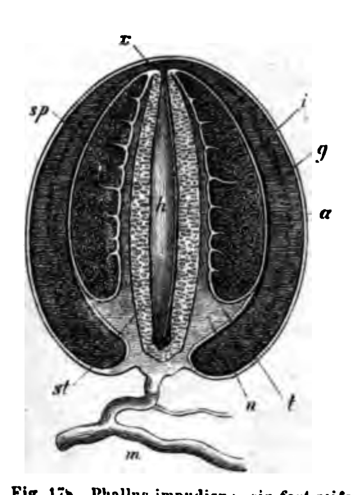


Fig. 178. Phallus impudicus, ein fast reifes Exemplar unmittelbar vor der Streckung des Stieles *st*, im Längsschnitt (1/2 der natürl. Grösse); *a* äussere Schicht der Peridie, *g* Gallert derselben, *i* innere Peridie; *st* der noch nicht gestreckte Stiel oder Träger des Hutes *t*, an welchem die weissen, wabenartig verbundenen Leisten sitzen; *sp* die schwarzgrüne Sporenmasse (Gleba); *h* Höhlung des Stieles, mit wässeriger Gallert erfüllt; *n* der Napf, in welchem die Basis des Stiels nach dessen Streckung stecken bleibt; *x* die Stelle, wo die innere Peridienhaut bei Streckung des Stiels sich ablöst; *m* Myceliumstrang.

IV. Die Ascomyceten sind die formenreichste Ordnung der Pilze; mit einfachen, manchen einzelligen Algen vergleichbaren Formen, wie Endomyces, Saccheromyces, Exoascus beginnend, erhebt sie sich zu den aus mächtigen Hyphencomplexen gebildeten Fruchtkörpern der Trüffeln, Morcheln und Sphaeriaceen; deren innere und äussere Gliederung eine so mannigfaltige ist, dass sie eine zusammenfassende Beschreibung nicht erlaubt. Das gemeinsame Merkmal, durch welches alle diese verschiedenen Formen zusammengehalten werden, ist die ungeschlechtliche Entstehung der Sporen in Schläuchen durch **freie Zellbildung**. Indessen gehören die Ascosporen nur einer bestimmten Generation im Entwickelungskreis einer Species an, denn in grossen Abtheilungen der Ascomyceten kommen ausser ihnen noch Stylosporen der verschiedensten Art vor. Der Entwickelungsgang zeigt hier überhaupt eine grössere Mannigfaltigkeit innerhalb der einzelnen Species als bei den Hymenomyceten, und in zahlreichen Fällen ist bereits ein Generationswechsel erkannt, insofern die Fruchtkörper, in denen die Ascosporen erzeugt werden, ihre Entstehung einem

Copulations- oder Sexualact verdanken, der am Mycelium stattfindet (Erysiphe, Peziza, Ascobolus, Eurotium u. a.). — Des Raumes wegen beschränke ich mich auch hier darauf, nur von einigen Familien der Ordnung Beispiele näher zu besprechen.

1) Die einfachsten Formen der Ascomyceten sind die Hefenpilze oder Gährungspilze der Gattung Saccharomyces[1]), welche die Alkoholgährung zuckerhaltiger Pflanzensäfte (Weinmost, Obstmost) oder Extracte (Biermaische) oder von künstlich dargestellten Lösungsgemengen bewirken, in denen neben Zucker auch stickstoffhaltige Substanz (eiweissartige Stoffe oder Ammoniakverbindungen) und mineralische Pflanzennährstoffe enthalten sind. — Diese Pilze bestehen aus rundlichen oder ellipsoidischen kleinen Zellen, die in den genannten Flüssigkeiten wachsen und durch ihre eigene Ernährung die Zersetzung derselben unter Abscheidung von Alkohol, Kohlensäure und anderen Stoffen bedingen. Jede Hefenzelle erzeugt neue gleichartige Zellen durch Austreibung kleiner, anfangs warzenförmiger Ausstülpungen, welche bald die Form und Grösse ihrer Mutterzelle erreichen und eher oder später von der schmalen Verbindungsstelle sich ablösen; gewöhnlich bleiben sie einige Zeit verbunden und stellen so Sprossungsverbände dar, die man allenfalls als verzweigte Hyphen, mit kurzen, rundlichen, leicht zerfallenden Gliedern betrachten kann. Bei mangelhafter Ernährung, z. B. nach Uebertragung auf die Oberfläche von zerschnittenen Kartoffeln, Kohlruben, Topinamburknollen und Mohrrüben, wachsen die Hefenzellen bedeutender heran, ihr Protoplasmainhalt erzeugt durch freie Zellbildung 1—4 rundliche Sporen, welche, in eine gährungsfähige Flüssigkeit gebracht, sofort durch Sprossung und Abschnürung wieder neue Hefezellen bilden. — Die Gährung der Biermaische wird durch Saccharomyces cerevisiae bewirkt, der in zwei (Cultur-) Varietäten vorkommt, als Hefe der Untergährung, die bei 4—10°C, und als solche der Obergährung, die bei höherer Temperatur verläuft. Die Gährung des Trauben- und Obstmostes wird durch S. ellipsoideus, conglomeratus, exiguus, Pastorianus, apiculatus hervorgebracht, die sich neben anderen Pilzen auf der Oberhaut der Früchte einfinden und so in die ausgepressten Säfte gelangen.

2. Die *Tuberaceen* bilden, wie die meisten Gastromyceten (mit denen sie der Anfänger leicht verwechseln kann), rundliche, knollige, meist unterirdisch wachsende Körper, oft umgeben von dem reich verzweigten Mycelium. Ueber die erste Entstehung des Fruchtkörpers aus diesem ist Nichts bekannt, die Entwickelung des Myceliums aus der Spore noch nicht verfolgt; andere als Ascosporen sind nicht aufgefunden. Der Fruchtkörper ist immer angiocarp. Er besteht im entwickelten Zustand aus einer äusseren, mehr oder minder dicken Schale, der Peridie, welche meist eine innere und eine äussere Schicht, letztere oft mit zierlichen Protuberanzen besetzt, erkennen lässt, und einem davon umgebenen Hyphengewebe, in welchem die Asci als Zweige der Hyphen gebildet werden. — Eine sehr einfache Structur zeigt Hydnobolites; der Fruchtkörper besteht hier aus einem von dicht verflochtenen Hyphen gebildeten Gewebe, dem allenthalben zahlreiche, den Hyphenästen aufsitzende Sporenmutterzellen eingelagert sind; nur die oberflächliche Gewebeschicht stellt eine Art Peridie dar, einen zarten, aus sterilen Hyphen bestehenden Flaum[2]). Bei Elaphomyces, wo die Peridie fest und höher ausgebildet ist, entspringt von dieser allenthalben ein den Innenraum durchsetzendes Geflecht dünner langgliederiger Hyphen; hier und da sind diese wohl zu grösseren, nach innen vorspringenden Platten und Strängen dichter vereinigt, eine in abgeschlossene Kammern getheilte Gleba ist jedoch nicht vorhanden; die Lücken des dünnfädigen Geflechts sind überall locker ausgefüllt von dem fruchttragenden Gewebe, Hyphen, die 2—3 mal dicker und kurzgliederig, vielfach gekrümmt und zu Knäueln verflochten sind und an ihren Zweigenden die Asci tragen. Mit der Reife wird das ganze fruchttragende Gewebe gallertartig aufgelockert und verschwindet, das dünnfädige Geflecht bleibt als zartes

1) Max Rees, Botan. Unters. über die Alkoholgährungspilze. Leipzig 1870.

2) Diess und das Folgende nach De Bary: Morphol. u. Physiol. der Pilze, p. 94. Vergl. ferner Tulasne: Fungi hypogaei. Paris 1851.

Capillitium zwischen dem lockeren Sporenpulver zurück. — Bei einer anderen Gruppe u terscheidet man im Innern eine sterile Grundmasse und zahlreiche dieser eingebette Gruppen oder Nester fruchttragenden Gewebes, welchem die von den Zweigenden er springenden Asci zahlreich und ordnungslos eingebettet sind. Bei Balsamia ist eine dic Peridie vorhanden, der Innenraum in viele eng gewundene luftführende Kammern gethei mittels dicker Gewebeplatten, welche von der Peridie entspringen, gleich den Kamme wänden der Hymenogastren (unter den Gastromyceten). Hier schliesst sich auch d Gattung Tuber an; die mit dem dicken Hymenium ausgekleideten Kammern sind aber se eng, vielfach gewunden und verzweigt. Der Durchschnitt einer Trüffel zeigt eine dunk Grundmasse (das fertile Gewebe), in welchen zweierlei verzweigte Adern verlaufen; dunkl welche keine Luft enthalten, von den Hauptstämmen der fruchtbaren Hyphen gebildet, s entspringen von der Innenfläche der Peridie, und weisse, luftführende Adern, welche b an die Aussenfläche der Peridie vortreten; das sind die erwähnten Kammern, in welch schon frühzeitig Hyphen des angrenzenden Gewebes hineinwachsen; sie werden dadurc mit einem in den Zwischenräumen der Hyphen luftführenden Gewebe erfüllt und erscheine desshalb weiss. Die Peridie der Trüffeln stellt eine mächtige, aus Pseudoparenchym be stehende Schale dar, deren äusserste Zellwände meist braun bis schwarz gefärbt sind. – Die Asci der Tuberaceen sind kugelig und die mit Stacheln oder wabenähnlichen Vor sprüngen des Exospors versehenen Sporen entstehen in unbestimmter Zahl ungleichzeiti und ohne Zellkerne. Die Sporenbildung zeigt hier manche Eigenheiten, die bei De Bary (l. c p. 106) nachzusehen sind (vergl. auch Tulasne; Champignons hypogés).

3) Die *Pyrenomyceten*[1]) erzeugen in ihren Sporenschläuchen, welche meist lang keulen förmig sind, gewöhnlich acht simultan gebildete Sporen, diese nicht selten septirt. Di Sporenschläuche bilden sich im Innern kleiner flaschenförmiger oder rundlicher Behälter welche hier als Perithecien bezeichnet werden; der Inhalt des Peritheciums ist anfangs ei zartes, durchsichtiges, luftfreies Gewebe, welches später durch die Sporenschläuche un Paraphysen verdrängt wird; diese entspringen einem, die Peritheciumwand auskleidender oder nur ihre Basalportion einnehmenden Hymenium. Das Perithecium ist entweder vo Anfang geöffnet (Sphaeria typhina), oder sie sind anfangs geschlossen und bilden späte einen mit Haaren ausgekleideten Mündungscanal, durch den die Sporen entleert werde (Xylaria), oder endlich das Perithecium zerreisst bei der Aussaat (Erysiphe). — Bei eine Reihe von Arten (Sphaeriae simplices, Pleospora, Sordaria u. a.) entstehen die Perithecie frei auf dem fädigen, unscheinbaren Mycelium, einzeln oder truppweise; bei anderen (Cla viceps) wird zunächst ein sogen. Stroma, d. h. ein polsterförmiger, hutförmiger, strauch- artiger, becherförmiger Träger gebildet, in welchem die Perithecien meist sehr zahlreich entstehen (Fig. 181). Ausser den Ascosporen in den Perithecien werden aber auch noch andere Sporenformen an derselben Species durch Abschnürung gebildet: nämlich 1) Coni- dien (auch septirte), auf fadenförmigen Trägern, welche aus dem Mycelium oder aus dem Stroma entspringen (Fig. 180 *c*); 2) Stylosporen, den Conidien im Wesentlichen gleich (einfach oder septirt), gebildet im Inneren von Conceptakeln, welche als Pycniden bezeich- net werden; 3) Spermatien, in eingesenkten Behältern (Spermogonien) massenhaft gebil- det; meist sehr klein, oft stabförmig oder gebogen, anscheinend nicht keimfähig, in ihrer Entstehung den Conidien und Stylosporen ähnlich. Gewöhnlich entstehen die verschiedenen Sporenformen ungleichzeitig entweder auf demselben Mycelium oder demselben Frucht- träger, meist zuerst Conidien, dann Spermogonien, dann Pycniden, endlich Perithecien, wobei einzelne Glieder der Reihe (nur nicht die Perithecien) fehlen können. —

Nach den neueren Untersuchungen De Bary's, Woronin's und Fuisting's ist es wahr- scheinlich, dass die Perithecien der Kernpilze überall das Resultat einer Entwickelung sind,

---

1) Tulasne, selecta fungorum carpologia. Paris 1860—1865. — Woronin und De Bary: Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pilze. Dritte Reihe (über Sordaria, Eurotium Erysiphe u. a.). Frankfurt 1870. — Fuisting, botan. Zeitg. 1868, p. 179.

die durch einen eigenthümlichen, dem der Florideen nicht unähnlichen Sexualact, eingeleitet wird. Mit Sicherheit ist derselbe allerdings bis jetzt nur bei den Gattungen Eurotium und Erysiphe von De Bary beobachtet, bei anderen von diesen sonst sehr verschiedenen Gattungen aber, nämlich bei Sordaria und Sphaeria Lemannea, fand Woronin ganz ähnliche Entwickelungsvorgänge am Mycelium, wenn auch die Copulation selbst nicht beobachtet wurde und die Abstammung der Asci zweifelhaft blieb; gewiss ist es jedoch, dass die Fruchtkörper der zuletzt genannten Pyrenomyceten aus einem Apparat sich entwickeln, der dem Sexualorgan der Eurotien und Erysiphen ähnlich ist; frühere Angaben Fuisting's enthalten wenigstens Andeutungen, dass auch bei anderen Pyrenomyceten die Perithecien aus einem Sexualapparat entspringen mögen.

Da die Entwickelung dieser Abtheilung von Gattung zu Gattung stärkere Abweichungen zeigt, so würde eine zusammenfassende Beschreibung aller Anschaulichkeit entbehren; ich ziehe es daher auch hier vor, an zwei recht verschiedenen Beispielen das Wichtigste klar zu machen.

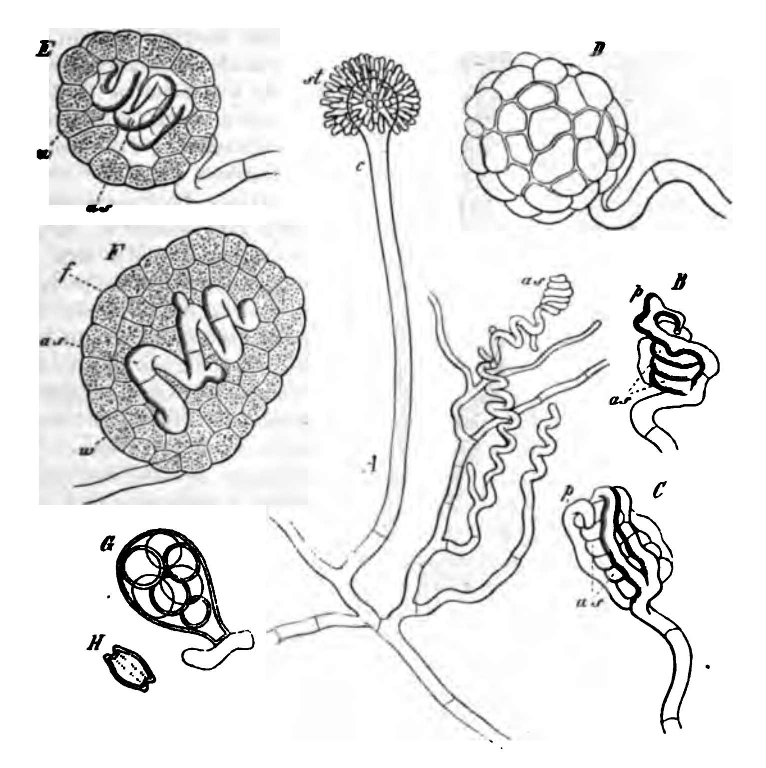


Fig. 179. Entwickelung von Eurotium repens (*gl* von E. Aspergillus glaucus) nach De Bary. *A* kleiner Theil eines Myceliums mit dem Conidienträger *c* und jungen Ascogonien *as*. *B* das schraubige Ascogon *as* mit dem Pollinodium *p*. — *C* dasselbe mit beginnender Umwachsung durch die Fäden, aus denen die Peritheciumwand entsteht; *D* ein Perithecium von aussen gesehen. — *E* und *F* junge Perithecien im optischen Längsschnitt, *w* Wandungszellen, *f* Füllgewebe, *as* das Ascogon. — *G* ein Ascus. — *H* eine Ascospore.

Einer der einfachsten Pyrenomyceten ist Eurotium repens (Fig. 179), nur wenig verschieden von Eurotium Aspergillus glaucus, deren Entwickelungsgeschichte von De Bary ausführlich beschrieben worden ist, Beide Arten bewohnen die verschiedenartigsten, zersetzungsfähigen, todten organischen Körper, besonders häufig eingekochtes Obst. Der Pilz erscheint hier als ein die Oberfläche überziehendes, feinfädig, flockiges Mycelium von weisser Farbe, aus welchem sich bald die aufrechten Conidienträger in grosser Zahl erheben;

diese schwellen oben kugelig an, und aus der oberen Hälfte der Kugel sprossen, dicht gedrängt und radial gestellt, zahlreiche zapfenförmige Ausstülpungen, die Sterigmen, hervor, deren jedes nach und nach eine lange Kette von grünlichen Sporen producirt, so dass endlich der Kopf des Trägers mit einer dicken Lage derselben bedeckt ist. — Während dieser Conidienbildung entstehen an demselben Mycelium die Sexualorgane. Das weibliche, von De Bary Ascogonium oder Carpogonium genannt, ist das korkzieherförmig gewundene Endstück eines Myceliumzweiges (*A*, *as*), dessen Windungen mehr und mehr zusammenrücken, bis sie, sich berührend, eine hohle Schraube (*C*, *D*) darstellen; während dieses Vorganges treten ungefähr ebenso viele zarte Querwände auf, als Schraubenwindungen (5—6) vorhanden sind. Aus der untersten Windung des Ascogons sprossen nun an gegenüberliegenden Stellen zwei dünne Zweige hervor, welche auf der Aussenseite der Schraube hinaufwachsen; einer derselben wächst rascher, erreicht die oberste Windung und legt sich mit seiner Spitze (*B*) dieser dicht an; diesen Zweig nennt De Bary das Pollinodium; zwischen seiner Spitze und dem Ascogon findet Conjugation statt, in dem an der Berührungsstelle die Haut sich auflöst und die Protoplasmainhalte des Ascogons und des Pollinodiums verschmelzen. Bald darauf sprossen aus dem unteren Theil des Pollinodiums sowie des anderen erwähnten Zweiges neue Fäden hervor, die an Zahl zunehmend und der Schraube dicht angeschmiegt (*C*), diese endlich ganz umhüllen; durch zahlreiche Quertheilungen bildet sich aus diesen Schläuchen eine Schicht polygonaler Zellen (*D*), welche die Schraube, das Ascogon, umhüllt. Die Zellen der Hüllschicht wachsen nach innen hin aus, die Papillen werden durch Querwände abgegliedert (*E*), und während die Hüllschicht an Umfang gewinnt, wird der dadurch vergrösserte Innenraum des Peritheciums von jenen Papillen ausgefüllt, indem sie dicht gedrängt bis an das Ascogon und zwischen seine sich nun lockernden Windungen hineinwachsen, wobei sie durch Querwände in zahlreiche isodiametrische Zellen zerfallen, so dass endlich der Raum zwischen der Hüllschicht und den Windungen der Schraube von einem Pseudoparenchym, dem Füllgewebe, erfüllt ist (*F*). — Während dieser Vorgänge treten in dem Ascogon zahlreichere Querwände auf, und bald sprossen aus seinen Gliederungen zahlreiche Zweiganfänge hervor, die sich zwischen die Zellen des Füllgewebes nach allen Seiten eindrängen, sich durch Querwände theilen und sich verästeln; ihre letzten Verzweigungen sind die Asci (*G*), welche demnach ihre Entstehung dem durch das Pollinodium befruchteten Ascogon verdanken. Diese inneren Veränderungen sind von einer beträchtlichen Grössenzunahme des ganzen Peritheciums begleitet. Während der Entwickelung des Asci lockert sich das Füllgewebe, deren Zellen sich abrunden, quellungsfähig

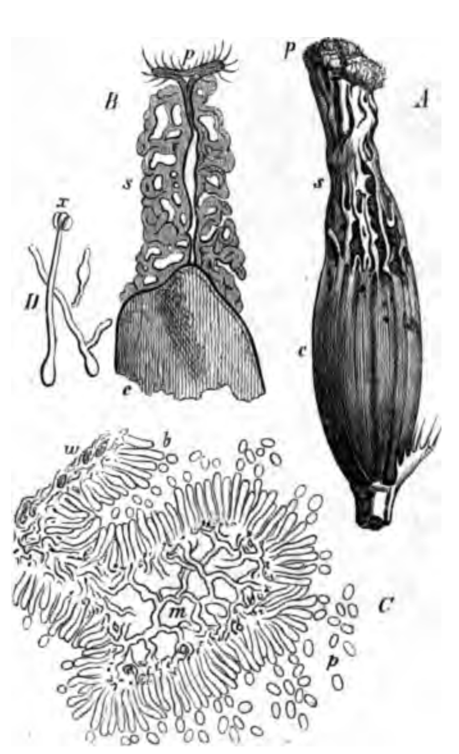


Fig. 180. Claviceps purpurea. *A* ein junges Sclerotium *c* mit der alten Sphacelia *s*; *p* des Gipfel des abgestorbenen Fruchtknotens; *B* der obere Theil des vorigen im Längsschnitt; *C* Querschnitt durch die Sphacelia, *m* deren Mycelium, *b* die Conidien abschnürenden Zweige, *w* die Wand des Fruchtknotens; *D* keimende Conidien, secundäre Conidien *x* bildend. *A*, *B*, C nach Tulasne, *D* nach Kühn).

werden, ihren fettreichen Inhalt verlieren und endlich verschwinden; im reifen Perithecium ist das Füllgewebe von den Sporenschläuchen verdrängt. — Die Zellen der Wandschicht folgen der Umfangszunahme des Peritheciums, bedecken sich mit einem schwefelgelben Ueberzug, der eine beträchtliche Dicke erreicht und wahrscheinlich aus harz- oder fettartiger Substanz besteht; endlich collabiren und vertrocknen die Zellen der Wandschicht; auch die achtsporigen Asci lösen sich auf, und zuletzt besteht das Perithecium nur noch aus dem brüchigen gelben Ueberzug und der davon verschlossenen Sporenmasse, die bei leichtem Druck auf jene frei wird. Aehnlich wie das Perithecium bedeckt sich auch das Mycelium mit einem jedoch fuchsrothen Ueberzug, auf welchem nun die Perithecien dem blossen Auge als gelbe einzeln erkennbare Körnchen erscheinen. Die reifen Sporen haben die Gestalt biconvexer Linsen (*H*); bei der Keimung schwillt das den Keimschlauch treibende Endosporium stark an und sprengt das Episporium in zwei Hälften. Das aus den Ascosporen erwachsende Mycelium erzeugt, ebenso wie das aus den Conidien entstehende, zuerst Conidienträger und später Perithecien; ein eigentlicher Generationswechsel zwischen geschlechtlichen und ungeschlechtlichen Generationen ist aber hier nicht vorhanden.

Indem ich wegen der abweichenden Entstehung des Peritheciums bei den Erysiphen, Sphaerien und Sordarien auf die gen. Abhandlungen Woronin's und De Bary's verweise, wende ich mich sofort zur Beschreibung eines anderen Pyrenomyceten, dessen Entwickelung und Structur viel complicirter ist. Es handelt sich um den Pilz, der das sogen. Mutterkorn erzeugt, Claviceps purpurea[1]. Die Entwickelung desselben beginnt mit der Bildung eines fädigen Myceliums, welches auf der Oberfläche des noch zwischen den Spelzen eingeschlossenen Fruchtknotens der Gramineen, besonders des Roggens, sich ansiedelt, ihn mit dichtem Geflecht überzieht und zum Theil in sein Gewebe eindringt, wobei der Scheitel, oft auch andere Theile des Fruchtknotens verschont bleiben. Der Fruchtknoten wird so von einem weichen, weissen Myceliumfilz, der die Form desselben ungefähr behält, ersetzt; nicht selten trägt er noch die Griffel am oberen Theil. Die Oberfläche des Pilzgewebes zeigt viele tiefe Furchen (*s* in *A* und *B* Fig. 180) und bildet auf radial gestellten Basidien eine grosse Menge von Conidien (*C*, *p*), welche in eine schleimige Substanz eingebettet zwischen den Spelzen hervorquellen. In diesem Zustand wurde der Pilz früher

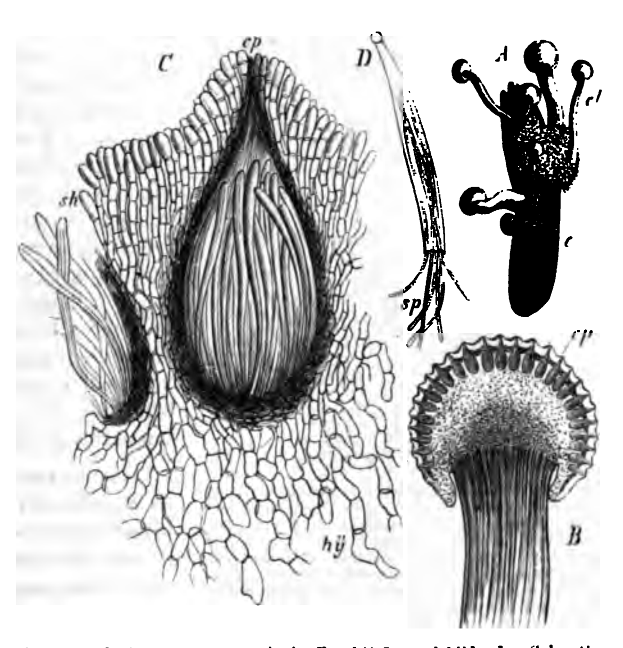


Fig. 181. Claviceps purpurea; *A* ein Fruchtträger *cl* bildendes Sclerotium (Mutterkorn); *B* oberer Theil eines Fruchtträgers im Längsschnitt, *cp* die Perithecien; *C* ein Perithecium mit Umgebung stark vergrössert; bei *cp* seine Mündung; *hy* Hyphen des Hutes, *sh* Hautschicht des Hutes. *D* ein Ascus, zerrissen die Sporen entlassend (nach Tulasne).

[1] Tulasne: Annales des sc. nat. T. XX, p. 5. — Kühn: Mittheilungen des landw. Instituts in Halle. I. 1863.

für eine eigene Gattung gehalten und Sphacelia genannt. Die Conidien können sofort keimen und sogar alsbald wieder Conidien abschnüren (*D*, *x*), die ihrerseits nach Kühn in anderen Grasblüthen alsbald wieder eine Sphacelia erzeugen. Das Mycelium der Sphacelia bildet, wenn die Conidienbildung ihre Höhe erreicht hat, am Grunde des Fruchtknotens ein dichtes Geflecht festerer Hyphen, welches zunächst noch von dem lockeren Gewebe der Sphacelia umgeben ist; es ist diess der Anfang des Sclerotiums, des sogen. Mutterkorns; seine Oberfläche wird bald dunkelviolet und wächst zu einem oft Zolllänge erreichenden hornförmigen Körper heran. Unterdessen hört die Sphacelia zu wachsen auf, ihr Gewebe wird absterbend von dem Sclerotium unten zerrissen, von dessen Gipfel emporgehoben, wo es diesem wie eine hohe Kappe aufgesetzt ist (*A* u. *B*, *s* Sphacelia, *c* Sclerotium), um später abzufallen. Das reife, harte Sclerotium bleibt nun bis zum Herbst, meist aber bis zum kommenden Frühjahr in Ruhe; alsdann beginnt die Bildung der Fruchtkörper, wenn das Sclerotium im feuchten Boden liegt. Die Fruchtträger entstehen unter der Haut, indem sich an bestimmten Punkten aus den Markhyphen zahlreiche dichtgedrängte Zweige bilden; das Bündel durchbricht die Haut und wächst zu einem Fruchtträger (Stroma) heran, der aus einem langen Stiel und einem kugeligen Köpfchen besteht. In letzterem entstehen sehr zahlreiche flaschenförmige Perithecien (*cp* in *B* und *C*, Fig. 181), die hier einer begrenzten Wandung entbehren. Jedes Perithecium wird von seinem Grunde her mit zahlreichen Sporenschläuchen erfüllt, in deren jedem mehrere dünne, fadenförmige Sporen erzeugt werden. Diese Sporen schwellen in feuchter Umgebung stellenweise an und treiben an mehren Punkten Keimschläuche. Gelangen sie in die jungen Blüthen des Roggens oder nah verwandter Gräser, so entsteht aus ihnen nach Kühn die Sphacelia, womit der Entwickelungskreis geschlossen ist.

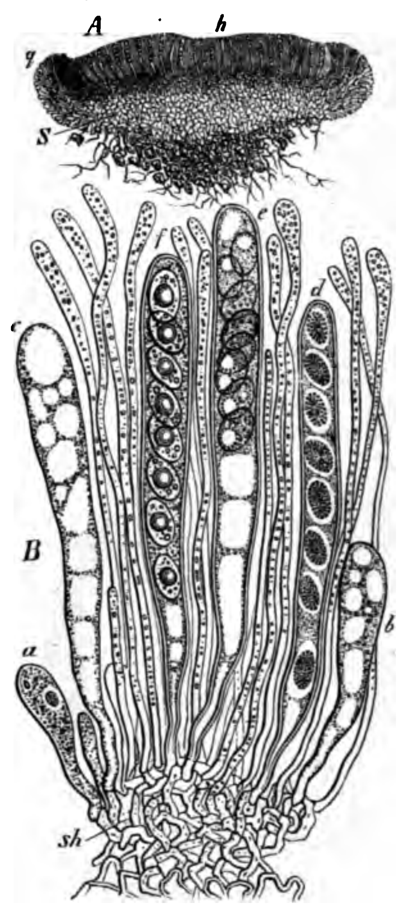


Fig. 182. Peziza convexula; *A* senkrechter Durchschnitt der ganzen Pflanze, etwa 20mal vergröss.; *h* Hymenium, d. h. die Schicht, in welcher die sporenbildenden Schläuche liegen; *s* der Gewebekörper des Pilzes, der am Rande *g* das Hymenium napfartig umhüllt; an der Basis treten aus dem Gewebe *s* feine Fäden hervor, die zwischen Erdkörnchen hinwachsen. — *B* ein kleiner Theil des Hymeniums nach 550mal. Vergr.; *sh* subhymeniale Schicht dicht verflochtener Hyphen; *a*—*f* sporenbildende Schläuche, dazwischen dünnere Schläuche, die Paraphysen, in denen rothe Kernchen liegen.

4) Die *Discomyceten* [1]. Neben zahlreichen unscheinbaren Pilzen gehören hierher die stattlichen Formen der Helvellen, Morchellen, besonders aber die ungemein artenreiche Gattung Peziza. Bei jenen überzieht die Hymenialschicht die Aussenfläche des faltigen Hutes, bei den Pezizen kleidet sie die Concavität des Bechers aus, der entweder flach und sitzend (Fig. 182)

1) De Bary: Ueber die Fruchtentwickelung der Ascomyceten. Leipzig 1863, p. 11. — De Bary u. Woronin, Beiträge zur Morphol. u. Physiol. der Pilze. Frankfurt 1866, 2. Reihe, p. 1 u. p. 82. — Tulasne, Ann. des sc. nat. 1866. 5. série, VI, p. 217. — Glinka-Janczewsky, botan. Zeitg. 1871. No. 18.

oder gestielt ist. Das Hymenium besteht aus Paraphysen und Sporenschläuchen, in denen gewöhnlich acht Sporen simultan gebildet werden; jene treten gewöhnlich früher auf, werden aber zuletzt von diesen verdrängt. Die Sporenbildung in den Ascis wird entweder von Kernen begleitet, oder es werden keine Kerne gebildet (Fig. 182). Mit den Pyrenomyceten, von denen sich die Discomyceten vorzugsweise durch ihre gymnocarpen Fruchtträger unterscheiden, stimmen sie aber darin überein, dass auch noch Spermogonien, Pycniden und Conidien als Vorläufer der Ascosporen vorkommen; selbst zweierlei Fruchtträger, die einen mit grösseren Ascosporen, welche Keimschläuche treiben, die anderen ebenfalls mit Ascosporen, die aber ein sporidienabschnürendes Promycelium bilden, sind bei Peziza Duriaeana beobachtet worden. Der Gestaltenreichthum wird noch vermehrt dadurch, dass zahlreiche Arten Sclerotien erzeugen. Als ein besonders interessantes Beispiel sei Peziza Fuckeliana genannt; ihr Sclerotium entwickelt sich nach De Bary im Gewebe absterbender Blätter der Weinrebe im Herbst und Winter; wird es frisch oder nach einiger Ruhe im Trocknen auf die Oberfläche feuchten Bodens gelegt, so beginnt schon nach 24 Stunden das Austreiben conidientragender Fäden, welche sich als Botrytis cinerea erweisen; wird das Sclerotium dagegen unter die Bodenoberfläche, etwa bis zu 1 Ctm. tief eingescharrt, so treibt es keine derartigen Conidienträger, dagegen in dem Sommer, der auf seine Entstehungszeit folgt, gestielte, tellerförmige Becherchen, die ascusbildenden Fruchtträger. Aus den Keimschläuchen der Ascosporen entstehen zuweilen wieder Sclerotien ohne Conidienbildung, in anderen Fällen treibt das in den Rebenblättern wuchernde Mycelium gleichzeitig mit der Sclerotienbildung Botrytisfäden; aus den Keimschläuchen der Conidien (der Botrytis) sah De Bary immer zunächst wieder Botrytis hervorgehen, dessen Mycelium wahrscheinlich auch Sclerotien bildet.

Wie die Perithecien der Pyrenomyceten, so entstehen auch die Fruchtkörper der Discomyceten durch einen eigenthümlich eingeleiteten Geschlechtsact, der am Mycelium stattfindet, so dass diese die erste sexuelle Generation, der Fruchtkörper die zweite ungeschlechtliche Generation darstellt. Es ist diess zwar bisher nur an einer Reihe kleinerer Pezizen und Ascobolusarten direct beobachtet, darf aber wohl auch für die anderen Discomyceten angenommen werden. — Bei Peziza confluens, wo die Sexualität der Ascomyceten überhaupt zuerst von De Bary 1863 entdeckt wurde, verhält sich die Sache nach dessen und Tulasne's ergänzenden Beobachtungen folgendermassen. Das Mycelium von Peziza confluens wächst auf der Erde; von seinen Hyphen erheben sich an einzelnen Stellen aufstrebende Aeste, die sich mehrfach verzweigen; am Ende der Zweige bilden sich die Copulations- oder Befruchtungsorgane in grösserer Zahl dicht beisammen, Rosetten bildend. Die Endglieder der stärkeren Zweige schwellen zu eiförmigen Blasen an (Fig. 183 *a*), die ihrerseits einen meist gekrümmten Fortsatz (*f*) treiben. Aus einer unter dieser Blase liegenden Gliederzelle desselben Zweiges wächst ein keulenförmiger Zweig, das Pollinodium, hervor, dessen Gipfel sich mit dem erwähnten Fortsatz verbindet (*i*). Nachdem diess stattgefunden, sprossen aus dem Stammfaden, der diese Organe trägt, zahlreiche dünne Hyphen hervor (*h*), welche die Rosette der Copulationsorgane umwachsen, sie in ein dichtes Geflecht einhüllen; dieses Geflecht stellt den Körper des Fruchtträgers dar, auf dessen Oberseite alsbald dicht gedrängte Hyphen sich erheben,

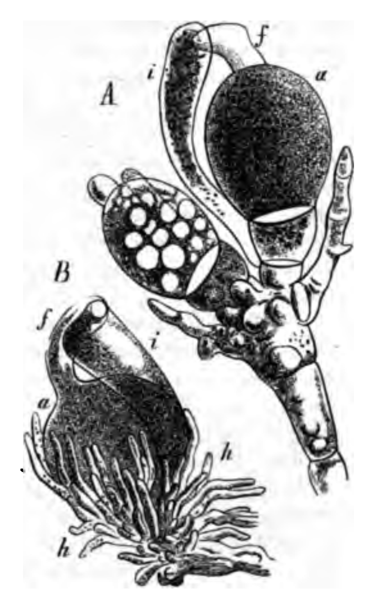


Fig. 183. Copulationsapparat von Peziza confluens nach Tulasne (sehr stark vergr.); in *B* beginnt in Folge der Befruchtung die Hyphenbildung *h*, aus der sich der Fruchtkörper entwickelt.

um die Hymenialschicht zu bilden; schliesslich stellt der Fruchtträger einen Pezizenbecher dar, der ungefähr die Gestalt von Fig. 183 besitzt und in seinem Hymenium die Ascosporen erzeugt. — Aehnliches beobachtete Woronin an Peziza granulosa und scutellata. Hier erheben sich aus den Gliederzellen des Myceliums drei- bis mehrzellige Zweige, deren Endglied kugelig oder eiförmig anschwillt, ohne aber einen Fortsatz zu treiben; aus der darunter liegenden Gliederzelle entstehen zwei oder mehr dünnere Schläuche, die sich jener dicht anlegen, worauf dieser Copulationsapparat von zahlreichen unter ihm hervorsprossenden Hyphen dicht eingehüllt wird, aus ihnen entwickelt sich der Fruchtbecher. Bei Ascobolus pulcherrimus besteht das dem Gebilde *a f* in Fig. 183 entsprechende Gebilde aus einem wurmförmigen Körper, den Tulasne Scolecit nennt; es ist diess ein Zweig des Myceliums, der aus einer Reihe kurzer Zellen besteht, welche viel breiter als die des Myceliums sind. Die benachbarten Fäden treiben kleine Zweige, Pollinodien, deren terminale Zellen sich fest an den vorderen Theil des Scolecits legen; später wird er sammt diesem befruchtenden Organ von verzweigten Hyphen umsponnen, welche aus dem benachbarten Mycelium entspringen; es bildet sich so ein Knäuel, in dessen Mitte der Scolecit liegt, und welches endlich zum Fruchtbecher auswächst. Diesen Beobachtungen Woronin's hat neuerdings Glinka-Janczewski die weitere wichtige Thatsache hinzugefügt, dass bei Ascobolus furfuraceus, wo die sonstigen Verhältnisse mit denen von A. pulcherrimus übereinstimmen, das Gewebe des Fruchtbechers sammt den Paraphysen aus den den Sexualapparat umhüllenden Hyphenzweigen hervorgeht, dass dagegen die Asci von einer mittleren Zelle des Scolecits abstammen; diese treibt nämlich zahlreiche Schläuche, welche sich zwischen das Gewebe des Fruchtkörpers eindrängen, zwischen den Basen der Paraphysen sich vielfach verzweigen und hier die subhymeniale Schicht bilden, aus der nun die Asci entspringen und zwischen die Paraphysen hinaufwachsen. Damit ist der Beweis hergestellt, dass der Scolecit dem Ascogon von Eurotium (überhaupt der Pyrenomyceten) entspricht, und es ist zu erwarten, dass sich für die Entstehung der Asci bei Peziza confluens eine ähnliche Beziehung zu dem weiblichen Befruchtungsapparat (*a f* in Fig. 183) wird erweisen lassen.

Die Aehnlichkeit dieser Vorgänge mit der Fruchtbildung der Florideen, die ich bereits in den früheren Auflagen dieses Buchs andeutete, wird auch von De Bary anerkannt. Der Hauptunterschied liegt darin, dass bei jenem statt der Pollinodien passiv bewegliche Zellen, die sich von der Pflanze ablösen, mit deren weiblichen Conceptionsorgan copuliren. Das Ascogon (resp. der Scolecit) dagegen gleicht dem Trichophor in allen wesentlichen Punkten, durch welche sich beide zugleich von den Oogonien der anderen Algen und Pilze unterscheiden.

5. **Die Flechten (Lichenes)**[1]. Nach den neuesten Untersuchungen Schwendener's kann es keinem Zweifel mehr unterliegen, dass die Flechten echte Pilze (aus der Abtheilung der Ascomyceten) sind, die sich durch einen merkwürdigen Parasitismus auszeichnen. Ihre Nährpflanzen sind Algen, welche normal an feuchten Orten, nicht im Wasser selbst, wachsen, übrigens aber sehr verschiedenen Gruppen (selten den Conferven, häufig den Chroococcaceen und Nostocaceen, noch häufiger den Palmellaceen, zuweilen den Chroolepus) angehören. — Die betreffenden Pilze (flechtenbildende Pilze) kommen nicht anders als parasitisch auf bestimmten Algenformen vor, während die Algenformen, welche von jenen befallen werden und in Vereinigung mit dem Pilz Gonidien heissen, auch sonst im freien Zustand ohne den Pilz bekannt sind. — Wenn die von dem Flechtenpilz befallene Alge eine Fadenalge ist und das Hyphengewebe nur in geringer Massenentwickelung auftritt (wie bei Ephebe, Coenogonium), so tritt der wahre Sachverhalt ohne Weiteres klar hervor, und seit Flechten dieser Art genauer bekannt sind, tauchte auch der Verdacht auf, dass sie in der That nur von

1) Tulasne, Memoire pour servir à l'histoire organograph. et physiol. des lichens (Ann. des sciences nat. 3me Série. T. XVII). — Schwendener, Untersuchungen über den Flechtenthallus (in Nägeli's Beiträgen zur wissensch. Bot. 1860 u. 1862. — Schwendener, Laub- und Gallertflechten (Nägeli's Beitr. zur wiss. Bot. 1868). — Schwendener, Flora 1872, No. 11—15.

Pilzen bewohnte Algen seien. Auch bei den Collemaceen wurde man schon früher wiederholt auf die Identität ihrer Gonidien mit den Zellreihen der Nostocaceen aufmerksam; hier aber erfährt die ernährende Alge meist schon erhebliche Habitusveränderungen, wenigstens in ihren äusseren Gesammtumrissen durch den Einfluss des in ihr schmarotzenden Pilzes, ähnlich wie Euphorbia Cyparissias durch das sie bewohnende Aecidium. Die Mehrzahl der Flechtenpilze aber sucht sich die Chroococcaceen und Palmellaceen, welche als Anflüge und Polster auf feuchtem Boden, an Baumrinden und Steinen wachsen, als Nährpflanzen aus, deren einzelne Zellen und Zellenfamilien von dem Pilzgewebe so umwachsen und durchwachsen werden, dass sie schliesslich nur noch dem dichten Hyphengewebe eingestreut oder wie eine besondere Gewebeschicht (Gonidienschicht) in diesem erscheinen. Diese von ihrem Parasiten ganz umschlossenen Algen werden dann zwar nicht in ihrer Vegetation und Vermehrung gehindert, wohl aber treten andere Störungen ihrer Entwickelung ein; werden sie aber aus dem umschliessenden Pilzgewebe befreit, so setzen sie ihre normale Entwickelung fort, und in einzelnen Fällen wurde sogar Zoosporenbildung aus ihnen erzielt, eine Thatsache, die von Famintzin und Baranetzky zuerst constatirt, aber unrichtig gedeutet wurde. Der auf langjährigen Untersuchungen beruhenden Sachkenntniss Schwendener's verdankt man auch in solchen Fällen die richtige Auffassung des Verhältnisses, in welchem der flechtenbildende Pilz zu den Gonidien, d. h. zu der von ihm befallenen Algenform steht[1]).

Nach diesen Vorbemerkungen wird die folgende Darstellung auch dem Anfänger verständlich sein: sie ist mit geringen Abänderungen aus der ersten Auflage dieses Buches herübergenommen. Wir betrachten einstweilen den Flechtenkörper als ein Ganzes, wie es sich der Beobachtung unmittelbar darbietet, wobei die ernährende Alge unter dem Namen Gonidium als ein Formelement des Thallus erscheint, um am Schluss auf die Algennatur derselben näher einzugehen. Der Thallus der Flechten entwickelt sich häufig in Form



Fig. 184. *A* u. *B* Graphis elegans, eine Krustenflechte auf der Rinde von Ilex Aquifolium, *A* natürl. Grösse, *B* wenig vergrössert. — *C* eine andere Krustenflechte: Pertusaria Wulfeni (wenig vergr.).



Fig. 185. Ein Stück des laubartigen Thallus von Peltigera horizontalis; *a* die Apothecien, *r* die Rhizinen (natürl. Gr.).



Fig. 186. Eine Gallertflechte: Collema pulposum (wenig vergr.).

von Krusten, welche Steine und Borke überziehen oder sich zwischen den Lamellen des Periderms der Holzpflanzen einnisten und dann nur den Fruchtkörper über dessen Oberfläche zum Vorschein bringen. Diese sogenannten Krustenflechten sind ihrem Substrat wenigstens auf der Unterseite so an- und eingewachsen, dass sie von diesem nicht vollständig und ohne Beschädigung des Thallus abgelöst werden können (Fig. 184 *A*, *B*, *C*). Der krusten-

[1]) Einige weitere historische Notizen sind am Schluss dieses Artikels zu finden.

förmige Flechtenthallus geht durch verschiedene Mittelformen in den der Laubflechten über; der laubartige Thallus bildet flächenförmige, oft krause Ausbreitungen, die sich von ihrer Unterlage, Erde, Stein, Moos, Borke u. s. w. vollständig abheben lassen, da sie denselben nur durch einzelne Haftorgane, die Rhizinen, stellenweise angewachsen sind. Der laubige Thallus erreicht nicht selten bedeutende Dimensionen, bei den grossen Peltigera- und Sticta-Arten bis zu einem Fuss Durchmesser bei $1/2$ bis 1 Millim. Dicke, und nimmt dabei gern einen im Allgemeinen kreisförmigen Umriss an; am fortwachsenden Rande bildet er gerundete, eingebuchtete Lappen (Fig. 185 und Fig. 187 *B*). Eine dritte Form des Flechtenthallus,



Fig. 187. *A* Usnea barbata, eine Strauchflechte (natürl. Gr.), *B* Sticta pulmonacea, eine Laubflechte (natürl. Gr.) von der Unterseite gesehen; *a* Apothecien; *f* die Haftscheibe von *A*, womit diese Flechte auf der Rinde eines Baumes angewachsen ist).

die mit der vorigen ebenfalls durch Uebergänge verbunden ist, zeigen die Strauchflechten: sie sind dem Substrat nur an einer Stelle und mit schmaler Basis angewachsen, und erheben sich von dort aus strauchartig, vielfach verzweigt. Die Thalluszweige sind entweder flach bandartig, dem Lappen mancher Laubflechten ähnlich, oder dünn cylindrisch (Fig. 187). Nicht sowohl ein Uebergang vom laubigen zum strauchigen Thallus, als vielmehr eine Vereinigung beider findet sich bei Cladonia und Stereocaulon, wo zuerst eine laubartige Ausbreitung (von geringer Grösse) gebildet wird, aus welcher sich alsdann der becherförmige oder strauchartig verzweigte Thallus erhebt.

Der Flechtenthallus kann bis zur Pulverisirbarkeit austrocknen, ohne seine Lebensfähigkeit zu verlieren; mit Wasser durchtränkt hat er dann meist eine lederartige Consistenz, ist zähe und elastisch biegsam; eine grosse Zahl auch sonst ausgezeichneter Gattungen ist aber in wasserdurchtränktem Zustande schlüpferig, gallertartig; diese sog. Gallertflechten bilden polsterartige Massen, mit gyröser Oberfläche und nähern sich in ihrem Wachsthum bald mehr den Strauch-, bald mehr den Laubflechten; eine der typischen Formen zeigt Collema Fig. 186.

Die Lagerung der Gonidien und Hyphen in einem Thallus kann der Art sein, dass beiderlei Elementargebilde ungefähr gleichmässig gemengt erscheinen (wie in Fig. 189), man nennt den Thallus in diesem Fall homöomerisch; oder die Gonidien sind in eine Schicht zusammengedrängt (wie Fig. 191), wodurch zugleich das Hyphengewebe je nach Umständen in eine äussere und innere oder in eine obere und untere Schicht eingetheilt wird; das

Thallusgewebe ist alsdann geschichtet, und solche Flechten werden als heteromere bezeichnet (Fig. 188 und 191).

Die Art des Wachsthums, die Verzweigung und äussere Gliederung des Flechtenthallus kann entweder von den Gonidien bestimmt werden, so dass die Hyphen nur in secundärer Weise am Aufbau des Körpers sich betheiligen, oder aber die Hyphen bestimmen die Form und die Art des Wachsthums, während die Gonidien nur secundär an der Gewebebildung theilnehmen. Das Erste kommt nur bei wenigen Flechten vor, die andere Art des Wachsthums ist die gewöhnliche, die der typischen Flechten, zumal der heteromeren. Bei manchen homöomeren Gallertflechten (wie Fig. 189) scheint es zweifelhaft, ob die Änderung der äusseren Umrisse mehr von den Gonidien oder mehr von den Hyphen ausgeht. — Dieses von den Lichenologen bisher nicht hinreichend betonte, morphologisch und physiologisch aber wichtige Verhältniss wird durch Betrachtuug der Fig. 190 und Fig. 192 hinreichend klar werden. Fig. 190 zeigt den optischen Längsschnitt eines Astes von Ephebe pubescens; die grossen Gonidien sind dunkel gehalten, die sehr feinen Hyphen mit *h* bezeichnet. Der Ast wächst an der Spitze fort durch Längenwachsthum und Quertheilung eines Gonidiums *sg*, welches hier die Scheitelzelle des Astes darstellt; die von dem Scheitelgonidium erzeugten Gliederzellen theilen sich später der Längsaxe des Astes parallel, noch später treten Theilungen nach verschiedenen Richtungen ein, es entstehen so Gruppen von Gonidien in ziemlich bedeutender Entfernung vom Scheitel des Astes. Die dünnen Hyphen reichen bei unserer Abbildung bis an die Scheitelzelle, in anderen Fällen hören sie schon weit unterhalb des Scheitelgonidiums auf; auch sind es nur wenige einzelne Fäden, welche dem Längenwachsthum des Astes folgen, indem sie innerhalb der Gallerthülle, die offenbar von den Gonidien erzeugt wird, fortwachsen. [illegible] lich weit hinter dem Scheitel des Astes treiben die Hyphen Seitenzweige, welche [illegible]

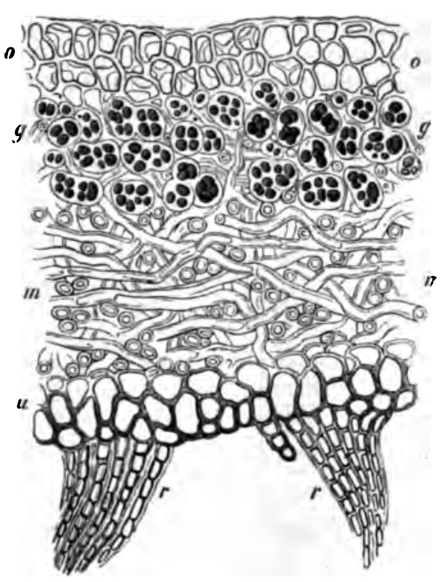


Fig. 188. Sticta fuliginosa, Querschnitt durch den laubartigen Thallus (500); *o* Rindenschicht (Hautschicht) der Oberseite, *u* die der Unterseite, *r r* Rhizinen oder Haftfasern, die der Hautschicht entspringen, also Haargebilde sind; *m* die Markschicht, deren Fäden theils im Längs-, theils im Querschnitt zu sehen sind; auch die obere und untere Rindenschicht besteht aus Hyphen, die aber viel weitere Lumina haben, kurz gegliedert und interstitienlos verbunden sind, sie bilden ein Pseudoparenchym; *g* die Gonidien, die spangrünen Protoplasmakörper derselben sind dunkel schattirt, jede Gallerthülle umschliesst mehrere durch Theilung entstandene Gonidien.

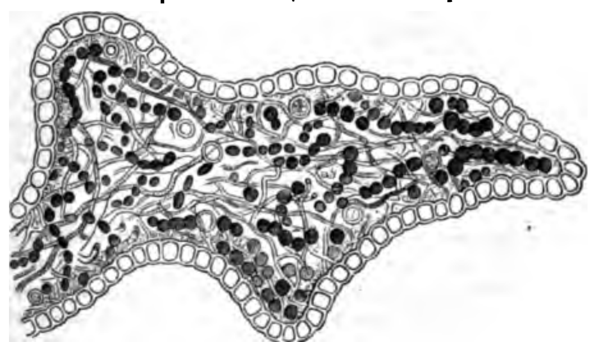


Fig. 189. Leptogium scotinum, senkrechter Durchschnitt des gallertartigen Thallus (500); eine Hautschicht umkleidet das innere Gewebe, welches der Hauptmasse nach aus form- und farbloser Gallert besteht, in welcher die gewundenen Gonidienschnüre liegen, einzelne grössere Zellen derselben sind hell; dazwischen verlaufen die dünnen Hyphen.

Gonidien und Gonidiengruppen eindringen, indem sie die verschwommene gallertartige Zellhautmasse derselben durchwachsen. So wird also die ganze Form des Astes, sein Längen- und Dickenwachsthum von den Gonidien bestimmt; die Hyphen bewirken bei ihrer geringen Zahl und Feinheit kaum irgend eine wesentliche Aenderung sowohl in den äusseren Umrissen als in der inneren Structur des Astes. Auch bei der Anlage der seitlichen Thalluszweige von Ephebe pubescens tritt diess deutlich hervor; eines der äusseren Gonidien verlängert sich quer zur Axe des Astes und wird zur Scheitelzelle des Thalluszweiges, indem es durch Quertheilungen Gliederzellen erzeugt, wie bei *a* in Fig. 190 zu sehen ist; Zweige der dort verlaufenden Hyphen wenden sich nach derselben Richtung und verhalten sich bezüglich der neuen

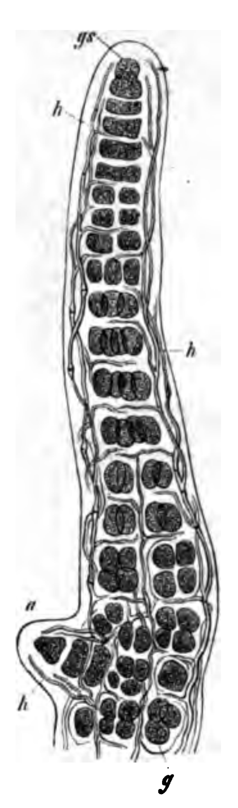


Fig. 190. Ein Zweig des Thallus von Ephebe pubescens (550); vergl. d. Text.

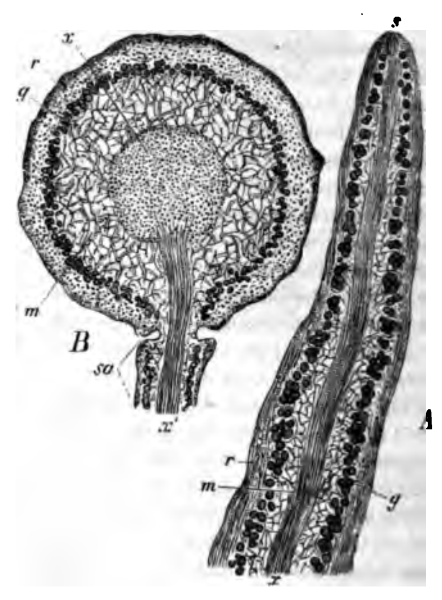


Fig. 191. Usnea barbata, *A* optischer Längsschnitt eines im Kalilösung erweichten dünnen Zweiges, *B* Querschnitt eines älteren Thallusstammes mit dem Basalstück eines Adventiv- (oder Soredial-) Astes *sa* (300); *s* Scheitel des Astes, *r* die Rinde, *x* der axile Markstrang, *m* das lockere Markgeflecht, *g* die Gonidienschicht.

Scheitelzelle so, wie es oben von der des Hauptastes angegeben wurde. — Aehnlich wie Ephebe pubescens bildet auch Usnea barbata (eine Strauchflechte) einen vielfach verzweigten strauchartigen Thallus; die Thalluszweige verlängern sich auch hier durch Scheitelwachsthum (vergl. Fig. 191 *A*); dieses wird aber nicht wie bei Ephebe durch die Gonidien, überhaupt nicht durch eine einzige Zelle vermittelt, sondern die beinahe parallel verlaufenden, am Scheitel zusammenneigenden Hyphen des Astendes verlängern sich, jede für sich, durch Scheitelwachsthum ihres Endgliedes und bewirken so gemeinschaftlich das Längenwachsthum am Scheitel des Thallusastes, dem weiter rückwärts ein intercalares Wachsthum durch intercalare Verlängerung und durch Einschiebung von Hyphenzweigen nach verschiedenen Richtungen folgt. Die Hyphen liegen so dicht beisammen, dass sie eine co[illegible]

pacte interstitienfreie Masse bilden; erst weiter rückwärts vom Astscheitel differenzirt sich das Hyphengewebe in eine sehr dichte Rinde allseitig verwebter Fasern, einen axilen Strang längsläufiger, dicht gedrängter Fäden und eine lockere mit luftführenden Interstitien versehene Schicht (das Mark). Da, wo hinter dem Scheitel diese Differenzirung des Hyphengewebes beginnt, endigt auch die Gonidienschicht, diese besteht aus kleinen, rundlichen, grünen Zellen, die, ihrer Vermehrung durch Theilung entsprechend, kleinere Gruppen bilden; diese Gruppen selbst aber liegen in einer mantelförmigen Schicht, zwischen Mark und Rinde (vergl. den Querschnitt *B*). Hinter dem fortwachsenden Scheitel des Thallusastes liegen nur einzelne Gonidien, durch deren Theilung die Gonidienschicht später zellenreicher wird. — Es ist nun ersichtlich, dass bei Usnea barbata das Längenwachsthum, das Dickenwachsthum und die innere Differenzirung des Gewebes ganz auf Rechnung der Hyphen zu setzen ist, dass die Gonidien wie eine fremdartige Beimengung in dem Hyphengewebe sich verhalten. Dem entsprechend geht auch die Bildung neuer Zweige von den Hyphen und nicht von den Gonidien aus. Die Verzweigung kann dichotomisch sein; in diesem Falle neigen sich die Scheitelzellen der Hyphen zweien neben einander liegenden Puncten zu und wachsen dann in entsprechenden Richtungen fort, so dass die beiden gleichen Gabeläste einen spitzen Winkel bilden; Adventiväste entstehen seitlich hinter dem Thallusende, indem die Rindenfasern einen neuen Scheitel bilden und auswärts fortwachsen; hinter dem Scheitel des Astes finden sich auch die Gonidien ein; die Basis des Astes sendet Markfasern und einen axilen Strang in den Mutterast, so dass die homologen Gewebeformen beider sich verbinden. — Das Wachsthum der Usnea kann, abgesehen von Nebendingen, verglichen werden mit dem des sogen. Stromas der Xylarien, die Gonidien treten hier als ein dem Gestaltungsprocess des Ganzen untergeordnetes Element auf. — Bei manchen Krustenflechten bildet der Thallus überhaupt keine bestimmten Umrisse, es kommt zu keiner äusseren Gliederung im bisherigen Sinne; der Thallus erscheint als ein ziemlich unregelmässiges Convolut von Gonidienhaufen und dazwischen hinwachsenden Hyphen. Bei anderen Krustenflechten (wie Sporastatia morio, Rhizocarpon subconcentricum, Aspicilia calcarea) bildet der Thallus gelappte Scheiben, die am Rande centrifugal fortwachsend sich ausbreiten; der fortwachsende Rand besteht ganz allein aus Hyphengewebe, in welchem erst weiter einwärts (näher dem Centrum) an einzelnen isolirten Stellen Gonidienhaufen auftreten, die sich nach und nach verbreitern; im Umfang dieser mit Gonidien versehenen Stellen wird das Rindengewebe eingekerbt; es entstehen somit auf einem faserigen Substrat (dem sogen. Hypothallus) isolirte schuppenförmige Stücke eines echten Flechtenthallus (vergl. Schwendener in Flora, 1865, No. 26).

Die **Sporenbildung** der Flechten findet in Fruchtkörpern statt, die als **Apothecien** bezeichnet werden; sie gleichen den Fruchtkörpern der Discomyceten oder in anderen Fällen denen mancher Pyrenomyceten; sie entstehen im Inneren des Thallusgewebes und treten erst später über dessen Oberfläche hervor, um ihre Hymenialschicht entweder frei und flach auszubreiten (gymnocarpe Flechten), oder doch durch eine Oeffnung die Sporen nach aussen zu entlassen (angiocarpe Flechten). — Bei allen Flechten ohne Ausnahme wird die erste Anlage des Apotheciums und alle wesentlichen Theile desselben ausschliesslich von dem Hyphengewebe erzeugt; es ist allein der Pilz, der die Fructification bildet; die ernährenden Algen, d. h. die Gonidien betheiligen sich dabei gar nicht oder nur in ganz secundärer Weise, insofern das Thallusgewebe sammt seinen Gonidien das Apothecium wallartig umwächst, es gewissermassen einhüllt (wie bei Fig. 192) oder unterhalb des Apotheciums wuchert und dieses wie auf einem Stiele über den umgebenden Thallus emporhebt. — Die endogene Entstehung des Apotheciums findet nur bei Coenogonium und ähnlichen Formen eine Ausnahme, wo eine solche überhaupt nicht möglich ist, weil die Hyphen nur eine sehr dünne Schicht um die als Gonidienkörper fungirende Fadenalge bilden; gerade diese Formen zeigen, wie aus Schwendener's Untersuchungen bekannt, besonders deutlich, dass der Fruchtkörper der Flechten ausschliesslich dem Hyphengewebe angehört.

Die Entwickelungsgeschichte des Apotheciums stellt der Untersuchung grosse Schwierigkeiten entgegen und ist in mehr als einem Puncte noch unklar. [1] Die erste Anlage findet bei den heteromeren Flechten unterhalb der Rindenschicht, im unteren Theil der Gonidienzone oder bei manchen Krustenflechten in dem tiefsten, dem Substrat unmittelbar angrenzenden Theil des Thallus statt, bei den homöomeren Glattertflechten und Ephebe unterhalb der Oberfläche des Thallus. Die erste Anlage des gymnocarpen Apotheciums ist bei den heteromeren Flechten ein sehr kleiner, rundlicher Knäuel ordnungslos verflochtener Hyphen, auf dessen Aussenseite sehr frühe schon ein Büschel zarter Hyphen, die ersten Paraphysen, sich erhebt. Als Excipulum bezeichnen die Lichenologen eine äusserste Fadenschicht dieses Knäuels, welche das Paraphysenbüschel umgiebt und oben (nach aussen) geöffnet ist. Das weitere Wachsthum der Apotheciumanlage wird nun dadurch bewirkt, dass das Excipulum durch Einschiebung neuer Fasern seinen Umfang vergrössert, während neue Paraphysen zwischen den vorhandenen und im Umfang des Büschels hervorwachsen; der Neubildung dieser Elemente folgt unmittelbar ihre Ausdehnung. Das Wachsthum wird zuerst in der Mitte des Apotheciums vollendet, am Umfang dauert es längere Zeit fort, oft noch nach dem Hervortreten des Apotheciums über die Thallusoberfläche. Die Mutterzellen der Sporen, die Asci, entstehen nach Schwendener und Fuisting in eigenthümlicher Weise. »Schon in dem jugendlichen Knäuel und zwischen den ersten Anlagen der Paraphysen sieht man dickere protoplasmareiche, querwandlose Hyphen mit zahlreichen Verzweigungen zwischen die übrigen eingeflochten; aufrechte, zwischen den Paraphysenenden sich einschiebende Astenden dieser Hyphen werden zu den keulenförmigen Ascis, — daher Schlauchfasern, Schlauchhyphen. Die Schlauchfasern sind von den Paraphysen besonders leicht zu unterscheiden dadurch, dass sich ihre Membran, nach Einwirkung von Kali, durch Iod blau färbt, während die jener farblos bleibt. Schon frühe verschwinden sie aus dem unteren Theil der Apotheciumanlagen und bleiben nur in einer schmalen Schicht erhalten, welche der Oberseite des Apotheciums parallel läuft und da liegt, wo die unteren Enden der reifen Asci befestigt sind; in dieser Schicht verästeln sie sich in centrifugaler Richtung in dem Maasse als der Rand des Excipulums wächst und senden neue Asci zwischen die neuen Paraphysen. Die ersten Asci treten im Centrum des Apotheciums auf; ein genetischer Zusammenhang zwischen den Schlauchfasern und den übrigen Hyphen ist nach Schwendener nicht zu finden, beide bilden gesonderte, nur durch einander geflochtene Systeme.« [2] Die

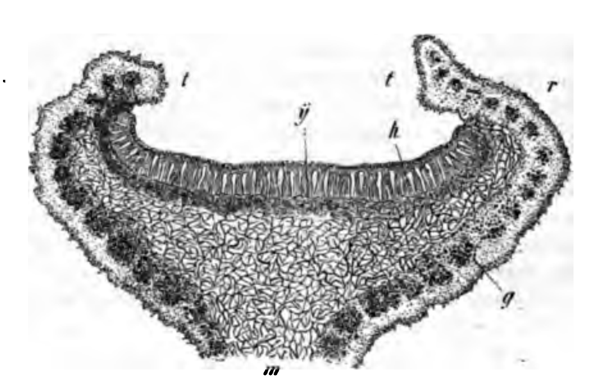


Fig. 192. Senkrechter Durchschnitt des gymnocarpen Apotheciums von Anaptychia ciliaris, etwa 50mal vergr. *h* das Hymenium, *y* Subhymenialschicht (und Excipulum); alles Uebrige gehört zum Thallus, dessen Markschicht *m*, Rinde *r*, Gonidien *g*; bei *t t* bildet der Thallus einen napfartigen Rand um das Apothecium.

1) Das Folgende nach De Bary's Darstellung seiner eigenen und der Untersuchungen von Schwendener und Fuisting.

2) Nach den neuerlich bekannt gewordenen Verhältnissen bei der Fruchtbildung der Pyreno- und Discomyceten, besonders nach den neuesten Angaben Glinka-Janczwoski's über Ascobolus furfuraceus (vergl. p. 260 und p. 264) darf man annehmen, dass die Schlauchfasern der Subhymenialschicht aus einem bis jetzt noch nicht aufgefundenen Ascogon oder Scolecit entstehen, dass also das Apothecium der Flechten durch einen Geschlechtsact entsteht, ähn-

Schicht, in welcher die Schlauchfasern verlaufen, wird als Subhymenialschicht bezeichnet; das Hymenium selbst besteht aus den Paraphysen und den Ascis. Als Hypothecium wird die durch späteres Wachsthum oft mächtig entwickelte unter der subhymenialen Schicht liegende Fasermasse bezeichnet; sie besteht aus Hyphen, deren Aeste im Hymenium als Paraphysen endigen, und aus den Resten des primären Knäuels; sie ist im fertigen Zustand von dem Excipulum kaum noch zu unterscheiden. — Das sich vergrössernde Apothecium wölbt sich später immer mehr hervor und durchbricht die es bedeckende Thallusschicht, das Hymenium und der Rand des Excipulums treten über die Thallusfläche hervor, oder die den Umfang des Excipulums umgebende Thallusmasse erhebt sich und wächst mit diesem, einen napfartigen Rand bildend, fort. Zwischen den das Apothecium umgebenden Markhyphen treten bei vielen Flechten später zahlreiche Gonidien auf, so dass eine Gonidienzone unter dem Apothecium hinläuft. Bei Peltigera und Solorina ist schon das junge Apothecium flächenförmig ausgebreitet, seine Paraphysen ragen senkrecht gegen die Thallusfläche empor und die sie bedeckende Thallusschicht wird endlich als dünner Schleier abgehoben. Bei Baeomyces, Calycium u. a. entwickelt sich die Basalportion des Hypotheciums zu einem hohen Stiel, der das Apothecium trägt.

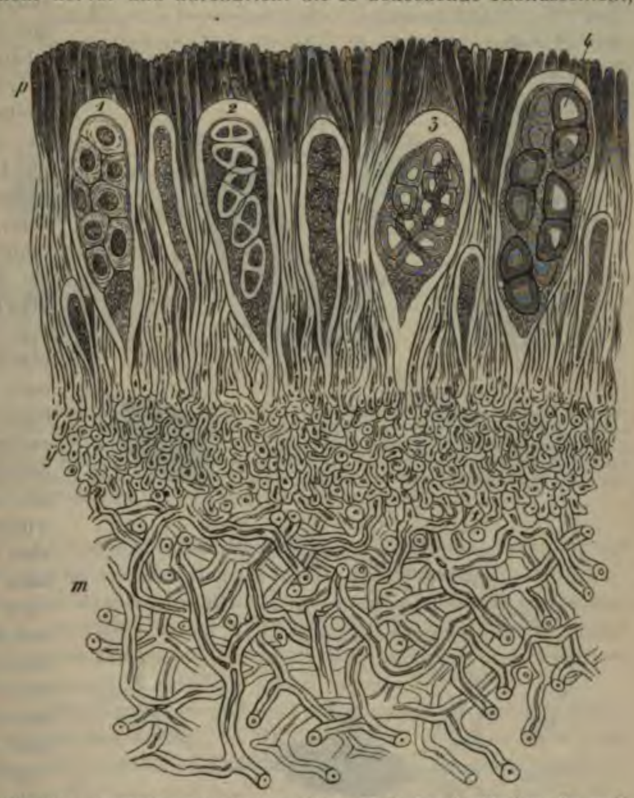


Fig. 193. Anaptychia ciliaris; ein kleiner Theil des Apotheciums im senkrechten Durchschnitt (550); *m* die Markschicht des Thallus; *y* das Hypothecium (sammt der Subhymenialschicht); *p* die Paraphysen des Hymeniums, deren obere Enden gebräunt sind; dazwischen die Asci in verschiedenen Entwickelungsgraden; bei 1 die jungen noch nicht septirten Sporen, 2—4 weitere Entwickelung der Sporen; das Protoplasma, in welches diese eingelagert sind, ist durch Eintrocknung der Flechte vor der Präparation zusammengezogen.

Das Apothecium der angiocarpen Flechten ist in seiner Entwickelung und im fertigen Zustand dem Perithecium der Xylarien so ähnlich, dass hier eine eingehendere Beschreibung unterbleiben kann.

Die keulenförmigen Sporenschläuche der Flechten gleichen in jedem wesentlichen Punct denen der Pyreno- und Discomyceten; ihre Wandung ist oft sehr dick und quellungsfähig; die Sporen (Fig. 193) entstehen wie dort simultan durch freie Zellbildung, indem ein oft bedeutender Theil des Protoplasmas unverbraucht bleibt. Die normale Zahl der Sporen ist 8; indessen zuweilen nur 1—2 (bei Umailicaria, Megalospora), 2—3 oder 4—6 bei mehreren

---

lich wie die Perithecien der Pyrenomyceten und die Fruchtbecher der Pezizen und Ascobolus (vergl. die II. Aufl. dieses Buchs p. 263).

Pertusarien; in die Hunderte geht ihre Zahl in einem Schlauch bei Bactrospora, Acarospora, Sarcogyne. — Der Bau der Sporen ist sehr mannigfaltig, dem der Ascomyceten im Allgemeinen gleich; sehr häufig sind sie septirt, mehrzellig; das Epispor meist glatt und oft verschieden gefärbt.

Die Sporen werden bei eintretender Durchfeuchtung des Hymeniums entleert; sie sind in der den Schlauch erfüllenden Flüssigkeit suspendirt und werden mit dieser durch den aufreissenden Scheitel des Ascus hinausgeschleudert, was wahrscheinlich durch den Druck der aufquellenden Paraphysen und der quellungsfähigen Haut des Schlauches selbst bewirkt wird.

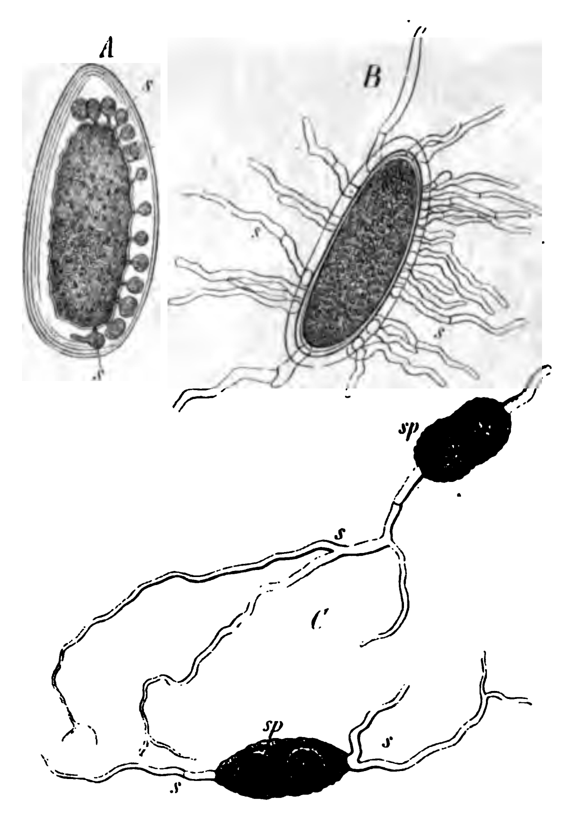


Fig. 194. Keimende Flechtensporen. *A* von Pertusaria communis, optischer Längsschnitt nach 34stündigem Liegen in Glycerin, *s* die Anfänge der Keimschläuche. — *B* Pertusaria lejoplaca, Spore mit zahlreichen Keimschläuchen (390) nach De Bary. — *C* keimende septirte Sporen von Solorina saccata (nach Tulasne).

Die Keimung der Flechtensporen besteht in dem Austreiben eines Hyphenschlauches aus dem Endosporium jeder Sporenzelle; die Hyphe verästelt sich und kriecht auf dem feuchten Substrat hin. Das Auftreten der ersten Gonidien ist bei den Aussaaten niemals beobachtet worden, doch fanden sich zuweilen bei den Aussaaten Tulasne's auf dem Hyphengespinnst später Gonidiengruppen ein, selbst kleine Thallusanlagen wurden beobachtet, ohne dass aber der genetische Zusammenhang dieser mit den Keimschläuchen ersichtlich wurde. — Abweichend von allen übrigen ist die Keimung der sehr grossen Sporen einiger Gattungen: Megalospora, Ochrolechia und Pertusaria. Sie sind einfach, unseptirt, mit Oeltropfen dicht erfüllt (Fig. 194 *A*, *B*). Jede Spore treibt beim Kei[illegible] zahlreiche, bis 100 Keimschläuche aus verschiedenen Theilen ihr[illegible] Umfangs hervor. Die Bildung d[illegible] einzelnen Schlauchs beginnt [illegible] dem Auftreten einer von innen nach aussen sich erweiternden Höhlung im Endospori[illegible] die sich mit einer sehr zarten Haut umgiebt und nach aussen schlauchförmig auswäch[illegible] (Fig. 194 *A*, *B*).

Ausser den Apothecien mit keimfähigen Ascosporen sind bei den Flechten ähnlich w[illegible] bei den Ascomyceten auch Spermogonien allgemein verbreitet; gewöhnlich kommen sie [illegible] demselben Thallus mit jenen vor; es sind Höhlungen im Thallus (Conceptacula), wel[illegible] kugelig, flaschenförmig, oder hin und her gewunden und mit Sterigmen dicht ausgekl[illegible] und fast angefüllt sind, von diesen Sterigmen werden die Spermatien in sehr grosser [illegible] abgeschnürt und durch eine feine Oeffnung des Spermagoniums entleert. — Zuweilen k[illegible] men noch Conceptacula vor, in denen auf Sterigmen grössere, mehr sporenähnliche Geb[illegible] abgeschnürt werden; derartige Behälter werden Pycniden genannt. Die Bedeutung j[illegible] wie dieser ist noch unbekannt.

Neben den Sporen besitzen die meisten Flechten Organe einer sehr ausgiebigen Vermehrung in den Soredien; so nennt man nämlich einzelne Gonidienzellen oder Gonidiengruppen, welche, von Hyphen umsponnen, aus dem Thallus ausgestossen werden und im Stande sind, ohne Weiteres zu einem neuen Flechtenthallus auszuwachsen. Die Soredien treten bei den nicht gallertartigen Flechten als ein feines Pulver aus dem Thallus hervor, zuweilen dicke Polster oder Wülste bildend (Usnea, Ramalina, Evernia, Physcia, Parmelia, Pertusaria u. a.). Im heteromeren Thallus entstehen die Soredien in der Gonidienschicht, indem einzelne, oft zahlreiche Gonidien von Hyphenzweigen umsponnen werden, die sich ihnen dicht anschmiegend eine Faserhülle bilden; die Gonidien theilen sich wiederholt, und jede Theilzelle wird von Neuem umsponnen; indem dieser Vorgang sich oft wiederholt,

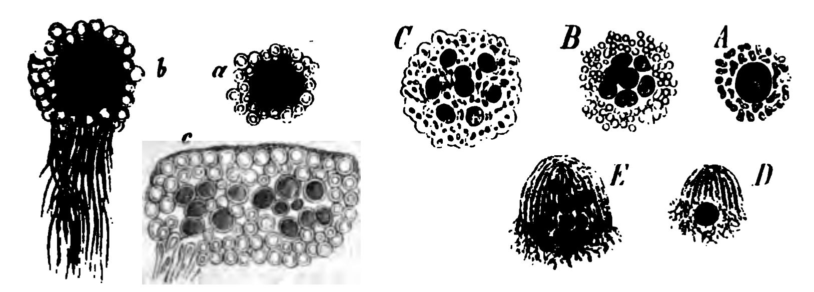


Fig. 195. *A—D* Soredien von Usnea barbata; *A* ein einfaches Soredium, bestehend aus einem Gonidium, welches von Hyphen umsponnen ist; *B* ein Soredium, dessen Gonidium sich durch Theilung vermehrt hat; *C* eine Gruppe einfacher Soredien, durch Eindringen der Hyphen zwischen die Gonidien entstanden. — *D* und *E* keimende Soredien, die Hyphen bilden einen Scheitel, die Gonidien vermehren sich; — *a—c* Soredien von Physcia parietina; *a* ein solches mit pseudoparenchymatischer Hülle; *b* die Hülle erzeugt Haftfasern; *c* ein junger Thallus, der aus einem Soredium entstanden ist (500). Nach Schwendener copirt.

häufen sich die Soredien in der Gonidienzone stark an, bis endlich die Rinde zerreisst; auf diese Weise entleert, können sich die Soredien auch ausserhalb des Thallus noch vermehren; unter günstigen Bedingungen aber wächst entweder das einzelne Soredium oder ein Conglomerat von solchen zu einem neuen Thallus heran (Fig. 195); diess kann nach Schwendener bei Usnea barbata auch schon zu der Zeit stattfinden, wo das Soredium noch in dem mütterlichen Thallus festsitzt, wodurch sogen. Soredialäste erzeugt werden.

Wenden wir uns nun zu der Betrachtung des anderen Formelements, aus welchem neben den Pilzhyphen der Flechtenthallus sich aufbaut, zu den Gonidien, so wurde schon oben darauf hingewiesen, dass sie nichts Anderes sind, als Algen, welche von den betreffenden Ascomyceten befallen und umwachsen sind und ihnen, denen die Fähigkeit der Assimilation unorganischer Stoffe mangelt, als Ernährer dienen. Jeder flechtenbildende Pilz wählt sich eine bestimmte Algenform, wie auch andere Schmarotzer meist nur ganz bestimmte Nährpflanzen aufsuchen (so z. B. die Hypodermier). Das Eigenthümliche des Parasitismus der Flechtenpilze liegt darin, dass sie ihrer Nährpflanze nicht an irgend einer Stelle äusserlich aufsitzen, auch nicht in die Zellen selbst eindringen, sondern sie umspinnen und so in ihr Hyphengewebe aufnehmen; hier aber treten zuweilen doch Verwachsungen ein, indem einzelne Hyphenäste sich an die Haut einzelner Algenzellen (Gonidien) dicht anlegen (Fig. 196 *Ag*, *Bg*, *Cg*), eine Erscheinung, die früher zu der Annahme führte, die Gonidien seien selbst Producte der Hyphen, deren Zweige stellenweise kugelig anschwellen und Chlorophyll bilden; auch die Annahme, dass umgekehrt die Hyphen aus den Gonidien hervorwachsen könnten, wurde gelegentlich (z. B. von mir Bot. Zeitg. 1855 bei Collema) vertreten. Allein jene immerhin seltenen Vorkommnisse lassen sich jetzt einfacher als blosse Verwachsungen von Hyphenzweigen und Gonidienzellen erklären; keinesfalls liegt darin ein Hinderniss, die Gonidien als echte Algen anzusprechen, da die Beweise hierfür geradezu überwältigend sind. Übergehen wir die Ansichten älterer Lichenologen, die man übrigens in den hier unten zu erwähnenden Schriften Baranetzky's und Schwendener's ausführlich zusammengestellt findet,

Umrisse ändernd wie eine Amöbe fortkriechen. Diese Schwärmer vermehren sich durch Theilung. Am zweiten oder dritten Tage aber beginnt ein neuer Process; die Schwärmer theilen sich nicht mehr, sondern sie vereinigen sich, indem ihrer zwei und mehr verschmelzen, nachdem sie in die Amöbenform übergegangen sind, zu einem homogenen, sich ebenfalls amöbenartig bewegenden Protoplasmakörper, Plasmodium; dieses vergrössert sich, indem es immer mehr Schwärmer in sich aufnimmt und mit anderen Plasmodien verschmilzt. Diese Plasmodien kriechen nun auf der Oberfläche des ernährenden Substrats herum (Fig. 197 A); die Bewegungen sind im Wesentlichen dieselben, wie die des Protoplasmas, welches in grossen Pflanzenzellen circulirt, nur sind sie freier und mannigfaltiger. Die Ortsbewegung, das Kriechen, wird dadurch bewirkt, dass aus dem Rande des Plasmodiums armartige Ausstülpungen hervortreten, die sich vergrössern, indem die Substanz von hinten her in sie einfliesst; diese Arme oder Zweige verschmelzen seitlich, anastomosiren vielfach und bilden neue hinausfliessende Arme. Wenn diess längere Zeit in derselben Richtung geschieht, so ändert das ganze Plasmodium seinen Ort. Ausserdem werden kleinere (tentakelartige) Arme, in welche die innere körnige Protoplasmasubstanz nicht eindringt, aus dem Umfang hervorgestreckt und wieder eingezogen. Endlich findet im Innern der grösseren Arme oder der plattenförmigen Ausbreitungen des Plasmodiums eine strömende Bewegung statt, deren Richtung mannigfach wechseln kann. Die im Innern strömende Substanz ist wasserreicher und körnig; der Umfang des Plasmodiums wird aber von einer körnchenfreien, hyalinen, anscheinend dichteren Schicht gebildet (der Randschicht), die sich zuweilen noch mit einer Schleimlage umgiebt; diese letztere ist nicht Protoplasma und wird bei dem Kriechen wie der Schleim einer Schnecke zurückgelassen.

Die meisten Plasmodien sind farblos, viele gelb (Aethalium septicum), rothgelb; manche sind sehr klein, mit blossem Auge kaum sichtbar, andere nehmen im erwachsenen Zustand einige Quadratzoll ein, und die von Aethalium septicum sammeln sich auf der Oberfläche der Lohe zuweilen in handgrossen und noch grösseren Massen von $^1/_2$—1 Zoll Dicke an; und können in diesem Zustand kugelige oder clavarienähnliche, aufrechte Formen bilden, die aber aus weichem, rahmenähnlichem Protoplasma bestehen. In diesem Zustand kann das Aethalium von der Lohe weg auf Pflanzen, selbst einige Fuss hoch hinaufkriechen und sich oben auf dem Blättern anhäufen.

Die Plasmodien nehmen fremde, feste Körper in sich auf, indem sie dieselben umschliessen; De Bary vermuthet, dass sie sich auf diese Weise ernähren; doch scheint indessen die Quantität der aufgenommenen Stoffe doch wohl zu gering; die Residuen derselben werden später wieder ausgestossen, zumal dann, wenn das Plasmodium in Zellenzustände übergeht.

Schon die Schwärmer können bei ungünstigen Lebensbedingungen sich wieder in Zellen verwandeln, indem sie sich mit einer Haut umgeben (Microcysten); sie bleiben in diesem Zustand monatelang im Trockenen lebensfähig, wieder in Wasser gebracht kehren sie in den beweglichen Zustand zurück. — Junge Plasmodien bilden unter ähnlichen Verhältnissen »derbwandige Cysten«, in-dem sie sich in Stücke von ungleicher Grösse theilen, die sich abrunden und [illegible] Häuten umgeben; bei feuchter Wärme kriecht das Plasmodium aus diesen Cysten wieder aus. Die erwachsenen Plasmodien endlich bilden Ruhezustände, welche

systematische Stellung unter den Ascomyceten sichert, giebt er eine Uebersicht derjenigen Algengattungen, welche bisher als Ernährer von Flechtenpilzen, als Gonidien, erkannt worden sind:

I. Algen mit blaugrünem Inhalt (Nostochinae).

Name der Algengruppe:	Name der Flechte, in welcher jene als Gonidien vorkommen:
1) Sirosiphoneen	Ephebe, Spilonema, Polychidium.
2) Rivularieen	Thamnidium, Lichina, Racoblenna.
3) Scytonemeen	Heppia, Porocyphus.
4) Nostocaceen	Collema, Lempholemma, Leptogium, Pannaria, Peltigera.
5) Chroococcaceen	Omphalaria, Euchylium, Phylliscum.
II. Algen mit chlorophyllgrünem Inhalt.	
6) Confervaceen	Coenogonium und Cyctocoleus.
7) Chroolepideen	Graphideen, Verrucarieen, Roccella.
8) Palmellaceen	Viele Strauch- und Laubflechten.
z. B.[1]) Cystococcus humicola	in Physcia, Cladonia, Evernia, Usnea, Bryopogon, Anaptychia.
Pleurococcus	in Endocarpon und verschiedenen Krustenflechten.

Nachdem die anatomisch-analytische Untersuchung zu dieser Ansicht von der Natur der Flechten geführt hat, wird es nun darauf ankommen, auch auf synthetischem Wege den Beweis für die Richtigkeit derselben zu vervollständigen, indem man die Sporen der Flechtenpilze auf oder neben diejenigen Algen aussäet, welche ihnen als Gonidien dienen, und sie so veranlasst, ihre Keimschläuche und die daraus hervorgehenden Hyphen in den Algenkörper hineinwachsen zu lassen; erhält man auf diese Weise einen echten Flechtenthallus, so liefert jeder neue Fall des Gelingens einen neuen Beweis für Schwendener's Theorie. Dieser synthetische Weg ist bereits mit bestem Erfolg von Rees betreten worden, dem es gelang, in der angegebenen Weise aus keimenden Sporen von Collema glaucescens und aus Nostoc lichenoides den Flechtenthallus von Collema glaucescens zu cultiviren (Monatsberichte der k. Akad. der Wiss. zu Berlin. October 1871). Vergl. übrigens Schwendener, Flora 1872, No. 11 u. 12.

Anhang.

Die Myxomyceten[2]).

So bezeichnet man eine formenreiche Gruppe von Organismen, die in vielen Beziehungen von allen vegetabilischen Gebilden weit abweichen, durch ihre Sporenbildung aber den Pilzen am nächsten stehen, dessbalb hier anhangsweise behandelt werden. Die Myxomyceten sind besonders dadurch ungemein merkwürdig, dass sie während ihrer Vegetations- und Ernährungszeit keine Zellen oder Gewebe bilden, indem das Protoplasma, welches freilich auch bei anderen Pflanzen der allgemeine Motor der Lebenserscheinungen ist, hier zeitweise ganz frei sich bewegt, in beträchtlichen Massen ansammelt und durch ihm selbst inne-

1) Vergl. Schwendener in Nägeli's Beitr. Heft VI. 1868, p. 110 u. 111.

2) De Bary, Die Mycetozoen in Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. X (1859), Separat 2. Aufl. Leipzig 1863 (es ist die für die ganze Gruppe grundlegende Arbeit). — Cienkowski in Jahrb. f. wiss. Bot., III, p. 325 u. 400. Ferner Oscar Brefeld: über Dictyostelium mucoroides (Abh. d. Senkenbergisch. Ges. Frankfurt 1869, Bd. VII.

wohnende Kräfte mannigfach gestaltet, ohne dabei in kleine, mit Zellhäuten sich umgebende Portionen (Zellen) sich zu gliedern und zu befestigen. Erst wenn das Protoplasma durch Ungunst äusserer Verhältnisse in Ruhezustände übergeht, oder wenn es seine Vegetation durch Fruchtbildung abschliesst, wobei seine innere und äussere Bewegung aufhört, zerfällt es in kleine, sich mit Zellhäuten umgebende Portionen, ohne indessen jemals eine Gewebe im eigentlichen Sinne des Wortes zu bilden.

Die Myxomyceten bewohnen faulende und verwesende Pflanzenreste, Lohe, alte vermodernde Stämme u. dergl. Während ihres beweglichen Zustandes kriechen sie entweder auf der Oberfläche des Substrates hin, oder sie wohnen im Inneren desselben in Lücken und Poren; zum Zweck der Fruchtbildung aber kommen sie immer auf die Oberfläche. — Wenn ein Myxomycet in den Fruchtzustand übergeht, so verwandelt sich sein ganzer Protoplasmakörper (das Plas-

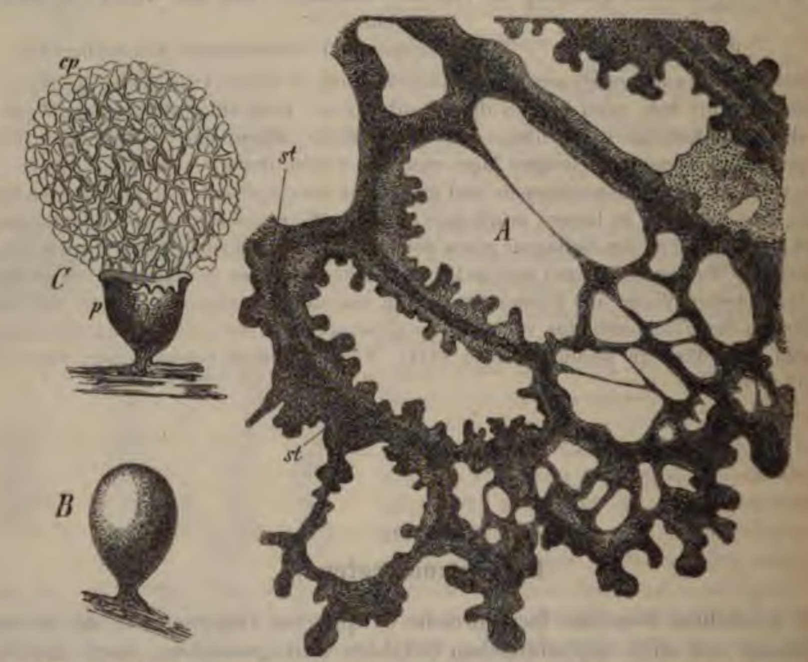


Fig. 197. *A* Plasmodium von Didymium leucopus (nach Cienkowski) 350mal vergr. — *B* ein noch geschlossenes Sporangium von Arcyria incarnata, *C* ein solches nach Zerreissung der Wand *p* und Ausdehnung des Capillitiums *cp* (nach De Bary, 20mal vergr.).

modium) in Sporangien oder in grosse Fruchtkörper. Die Sporenbehälter stellen bei den meisten Myxomyceten runde, längliche, gestielte oder sitzende, einen bis mehr Millimeter grosse Blasen dar, seltener horizontal liegende, cylindrische oder platte Schläuche. Die Wand dieser Sporangien ist in ihrer Structur den Pflanzenzellhäuten ähnlich, zuweilen ähnlich wie diese mit Verdickungen und mit Schichtung versehen; sie ist farblos, violett, braun, roth, gelb gefärbt, je nach der Species. Bei manchen wird der Innenraum des Sporangiums ausschliesslich von den kleinen Sporen erfüllt (Licea, Cribraria), gewöhnlich aber befindet sich ausser den Sporen ein sogen. Capillitium im Sporangium; dieses besteht zuweilen aus

successiven Quirle eines Stammes alterniren, und zwar so, dass die ältesten Blätter der Quirle, in deren Axeln die Zweige stehen, in eine den Stamm umwindende Schraubenlinie geordnet sind. In derselben Richtung erfährt gewöhnlich auch jedes Internodium eine nachträgliche Torsion. — Die Seitensprosse, von denen sich bei Chara immer einer in der Axel des ältesten, bei Nitella je einer in den Axeln der beiden ältesten Blätter des Quirls entwickelt, wiederholen den Hauptstamm in allen Verhältnissen (Fig. 210). — Es wurde schon erwähnt, dass die Blätter eine dem Stamm ähnliche Gliederung erfahren; auch sie bestehen aus anfangs sehr niedrigen (Fig. 199 *B* γ) später aber lang gestreckten Internodien, welche durch niedrige Querscheiben, die Blattknoten, getrennt sind; aus diesen

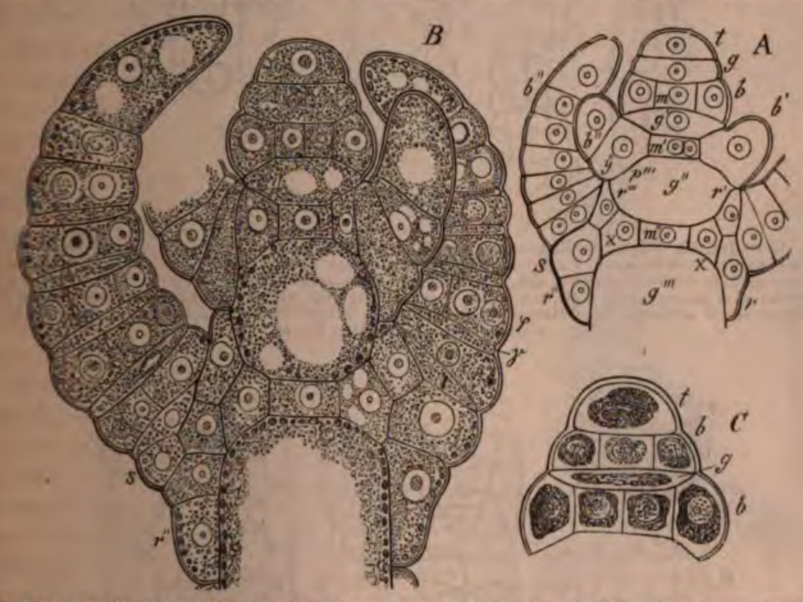


Fig. 199. Chara fragilis, Längsschnitt durch die Knospe; bei *A* ist der Inhalt der Zellen weggelassen, bei *B* ist die feinkörnige Substanz Protoplasma, die grösseren Körnchen Chlorophyll; man bemerkt die Vacuolenbildung; bei *C* ist der Inhalt der Zellen durch Iodlösung contrahirt (500).

treten die Blättchen (Seitenstrahlen) in succedanen Quirlen hervor, welche am Hauptstrahl jedoch geradlinig über einander stehen, nicht alterniren (β in Fig. 200). Jedes Blatt beginnt mit einem Knoten (Basilarknoten)[1], durch den es mit dem Stammknoten verbunden ist, ebenso jedes Blättchen an seinem Hauptblatt. Diese Basilarknoten sind die Ausgangspunkte für die Bildung der Rinde, welche bei der Gattung Chara die Internodien des Stammes überzieht, die aber den Nitellen fehlt. Von dem Basilarknoten jedes Blattes läuft ein morphologisch individualisirter Rindenlappen abwärts und einer aufwärts[2]) (Vergl. Fig. 199, r, r', r'' u. Fig. 201);

1) Die Zelle x in Fig. 199 *A* kann aber auch als erstes Internodium des Blattes aufgefasst werden; dann bestände der Stammknoten nur aus der mittlerenScheibe m, welche durch eine ...gswand halbirt wird. Die Vergleichung mit Muscineen und Gefässkryptogamen führt aber ...h zu der Annahme, dass die ganze aus y hervorgehende Zellgruppe $x\ S\ r''\ r'''$ dem Stamm ...d Blatt gemeinsam zukommt.

2) Das erste Internodium jedes Zweiges und Blattes berindet sich nur durch absteigende Rindenlappen des nächst oberen Knotens.

in der Mitte jedes Internodiums treffen daher ebenso viele absteigende Rindenlappen, als Blätter im Quirle sind, mit dem vom nächst unteren Quirl aufsteigenden Rindenlappen zusammen; die Zahl der letzteren ist jedoch um einen geringer, weil das Blatt, in dessen Axel der Seitenspross entsteht, keinen aufsteigenden Lappen bildet. Die Rindenlappen schliessen seitlich zusammen und bilden eine

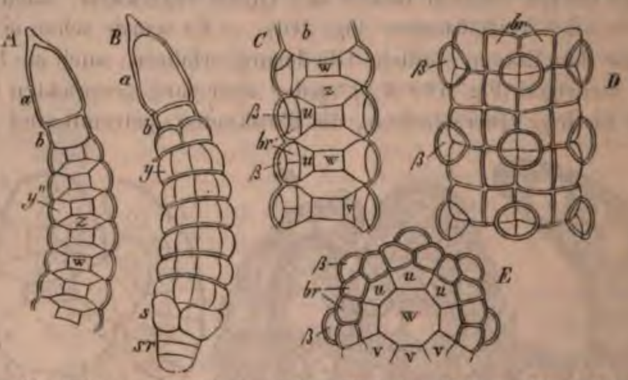


Fig. 200. Chara fragilis, Blätter. *a* Endglied, *b* vorletztes Glied eines Blattes; *z* Internodialzellen des Blattes; *w* Blattknotenzelle; *y''* Mutterzelle eines Seitenstrahls und seines Basilarknotens, aus ihr entsteht *v* und *u* (das Verbindungsglied) *br* der Basilarknoten, der vier einfache Rindenlappen liefert, und *β* der Seitenstrahl. *A* und *C* im Längsschnitt, *B* ganzes junges Blatt, von aussen gesehen, mit dem Stipulus *s* und seinem absteigenden Stamm-Rindenlappen *sr*; *D* mittlerer Theil eines älteren, doch noch jungen Blattes von aussen; *E* Querschnitt eines Blattknotens von dem Alter wie *D*.

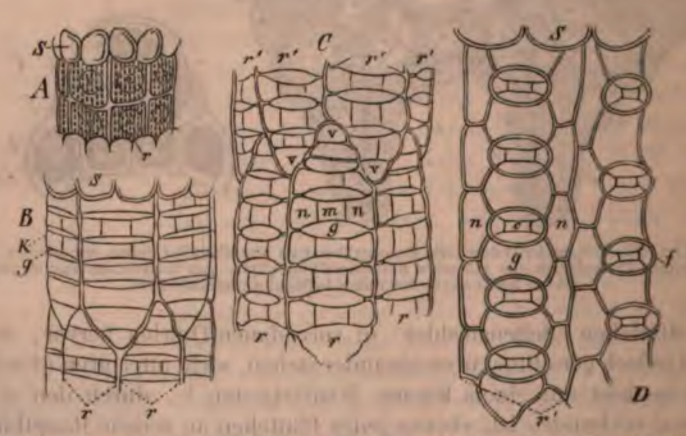


Fig. 201. Entwickelung der Stammrinde bei Chara fragilis; *A* ein sehr junges Internodium des Stammes mit den noch einzelligen Rindenlappen (*r*); *B* bis *D* weitere Entwickelung derselben; *r*, *r* bedeutet überall die von unteren Blättern aufsteigenden, *r'*, *r'*, *r'* die von oberen Blättern absteigenden Rindenlappen; *v*, *v* die Scheitelzelle jedes Rindenlappens; *g*, *g* seine Internodialzellen, *n*, *m*, *n*, seine Knotenbildung, *c* in *D* die Centralzelle eines Rindenknotens. — *S* bedeutet überall die paarig aus den Blattbasen entspringenden einzelligen »Stipulargebilde«.

geschlossene Hülle um das Internodium, in der Mitte desselben schieben sich die auf- und absteigenden prosenchymatisch in einander. Die Berindung entsteht so früh, dass das sich verlängernde Internodium von Anfang an berindet ist, die Rindenlappen folgen genau seiner Ausdehnung in Länge und Dicke. Jeder Rindenlappen wächst gleich dem Stamme mittelst einer Scheitelzelle fort, dieselbe bildet Quersegmente, aus deren jedem durch nochmalige Quertheilung eine Rindenlappeninternodialzelle und eine Rindenlappenknotenzelle hervorgeht; letztere theilt

De Bary Sclerotien nennt, wenn die Feuchtigkeit und Temperatur abnimmt; das Plasmodium zieht vorher seine Fortsätze ein, bildet eine siebartige Platte oder unregelmässsge Knöllchen, und die ganze Substanz zerfällt in eine grosse Zahl rundlicher oder polyëdrischer Zellen von $^1/_{40}$—$^1/_{30}$ Mm. Durchmesser; der daraus bestehende Körper ist wachsartig spröde und trocken. In Wasser gebracht, lösen sich die Zellhäute wieder auf, und das Sclerotium wird wieder zu einem beweglichen Plasmodium.

Wenn die ausgewachsenen Plasmodien auf der Oberfläche des Substrats einige Zeit gelebt und sich bewegt haben, so nehmen sie festere Consistenz an, und nachdem sich die netzartig geordnete Masse gesammelt hat, bildet sie entweder einen Kuchen, wie bei Aethalium, oder aufstrebende (noch immer weiche) Auswüchse von der Form der zukünftigen Sporangien. Auf der Aussenseite bildet sich die starre Haut, im Inneren das Capillitium und die Sporen. Enthielt das Plasmodium Kalk, so wird dieser in Körnchen im Capillitium oder an der Sporangiumwand abgelagert. Diese Gestaltungsvorgänge vollenden sich meist in einigen Stunden, bei Aethalium genügen oft 1—2 Stunden, um das noch bewegliche Plasmodium in den Fruchtkuchen umzuwandeln; das in jenem enthaltene Wasser wird z. Th. flüssig ausgestossen, das übrige verdunstet nachträglich.

Zweite Gruppe.

Die Characeen[1].

Classe 3.

Die Characeen.

Die Characeen sind untergetauchte, im Boden angewurzelte, aufrecht wachsende, chlorophyllreiche Wasserpflanzen, welche $^1/_{10}$ bis 1 Meter Höhe erreichen; sie haben einen sehr schlanken Wuchs, da sie bei dieser Höhe nur $^1/_2$ bis 2 Mm. dicke Stämme und Blätter bilden; bei einem algenähnlichen Habitus zeigen sie eine zarte Structur, die zuweilen durch Kalkablagerung auf ihrer Oberfläche mehr Festigkeit gewinnt. Sie leben herdenweise in meist dichtgedrängten Rasen am Grunde von Süsswasserseen, Gräben und Bächen; manche wachsen in tiefen,

[1] A. Braun, Ueber die Richtungsverhältnisse der Saftströme in den Zellen der Charen. Monatsber. d. Berliner Akad. d. Wiss. 1852 u. 1853. — Pringsheim, Ueber die nacktfüssigen Vorkeime der Charen, in dessen Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. III. 1864. — Nägeli, Die Rotationsströmung der Charen, in dessen Beiträgen zur wiss. Bot. II. 1860, p. 61. — Thuret, Sur les anthéridies des cryptogames. Ann. des sc. nat. 1851. T. XVI, p. 19. — Montagne, Multiplication des charagnes par division. Ibidem 1852. T. XVIII, p. 65. — Göppert u. Cohn, Ueber die Rotation in Nitella flexilis. Bot. Zeitg. 1849. — De Bary, Ueber die Befruchtung der Charen. Monatsber. d. Berliner Akad. 1871. Mai.

andere in seichten, manche in stagnirenden, andere in schnell fliessend wässern; neben einjährigen Arten finden sie auch ausdauernde unter ihne

Bei der grossen Anzahl von Arten, welche über alle Welttheile ve sind, herrscht dennoch eine so grosse Uebereinstimmung, dass sie sämmt zwei Gattungen eingereiht werden können, die mancherlei Uebergangs zeigen, während sie andererseits von allen anderen Pflanzenclassen so ve den sind, dass wir sie als eine besondere Gruppe den Thallophyten und Muscineen aufführen. Unt Thallophyten würden sie sich am ehesten gewissen gruppen anschliessen, sie weichen aber von allen phyten durch die Form ihrer Spermatozoiden a gleichen darin den Muscineen, von denen sie wie durch den Bau der Antheridien und der weiblich fruchtungsorgane, so wie durch den vegetativen völlig verschieden sind.

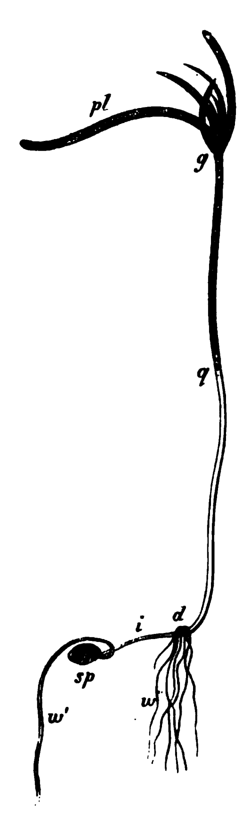


Fig. 199. Chara fragilis; keimende Spore *sp*; *t*, *d*, *q*, *pl* bilden zusammen den Vorkeim (*pl* ist gegliedert, was hier nicht deutlich ist); bei *d* die Rhizoiden *w*; *w'* die sogen. Hauptwurzel; bei *g* die ersten Blätter (kein Quirl) der Laubpflanze, der zweiten Generation (nach Pringsheim etwa 4mal vergr.).

Aus der Centralzelle der Charenfrucht entwick bei Chara (bei Nitella ist dies noch nicht beobachtet unmittelbar die geschlechtliche, blätterbildende P sondern ein nur geringe Dimensionen erreichender keim, der aus einer einfachen Zellreihe mit begr Spitzenwachsthum besteht; aus einer rückwärts v Spitze desselben liegenden Gliederzelle wächst einem beinahe rechten Winkel aus der Vorkeima Stamm der blättertragenden Geschle pflanze hervor. Das unbegrenzte Spitzenwach derselben wird vermittelt durch eine Scheitelzell 199 *t*), von welcher durch Querwände Segmente schnitten werden. Jedes Segment theilt sich nochmals durch eine Querwand in zwei über ei liegende Zellen, deren untere *g* jedesmal ohne Theilung zu einem (nicht selten 5—6 Ctm.) langen nodium heranwächst, während die obere sich kau längernde zunächst durch eine senkrechte Wand und in jeder Hälfte durch weitere succedane Wän Quirl von peripherischen Zellen *b*, *b* gebildet wird diesem so constituirten Knoten entwickeln sich die B je eines aus einer der peripherischen Zellen, und di malen Seitenzweige, jedesmal aus der Axel des oder der beiden ersten Blätter des succedanen Die 4—10 Blätter eines solchen wiederholen in ihre wickelung die Wachsthumsvorgänge des Stamm modificirter Weise, ihr Spitzenwachsthum ist aber begrenzt, nach Bildun bestimmten Zahl von Gliedern hört die Scheitelzelle auf sich zu theil wächst zu der meist zugespitzten Terminalzelle des Blattes aus (Fig. 199. aus diesen Blättern können Seitenblättchen (secundäre Strahlen) entstehe ganz ähnliche Art, wie jene aus dem Stamme sich bildeten, und die secu Strahlen des Quirls können wieder solche von höherer Ordnung producire

successiven Quirle eines Stammes alterniren, und zwar so, dass die ältesten Blätter der Quirle, in deren Axeln die Zweige stehen, in eine den Stamm umwindende Schraubenlinie geordnet sind. In derselben Richtung erfährt gewöhnlich auch jedes Internodium eine nachträgliche Torsion. — Die Seitensprosse, von denen sich bei Chara immer einer in der Axel des ältesten, bei Nitella je einer in den Axeln der beiden ältesten Blätter des Quirls entwickelt, wiederholen den Hauptstamm in allen Verhältnissen (Fig. 210). — Es wurde schon erwähnt, dass die Blätter eine dem Stamm ähnliche Gliederung erfahren; auch sie bestehen aus anfangs sehr niedrigen (Fig. 199 *B* γ) später aber lang gestreckten Internodien, welche durch niedrige Querscheiben, die Blattknoten, getrennt sind; aus diesen

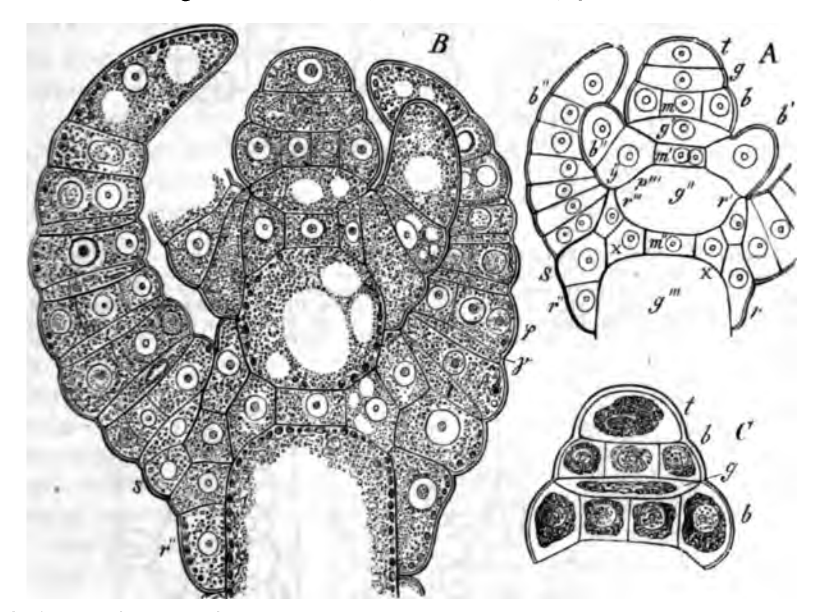


Fig. 199. Chara fragilis, Längsschnitt durch die Knospe; bei *A* ist der Inhalt der Zellen weggelassen, bei *B* ist die feinkörnige Substanz Protoplasma, die grösseren Körnchen Chlorophyll; man bemerkt die Vacuolenbildung; bei *C* ist der Inhalt der Zellen durch Iodlösung contrahirt (500).

treten die Blättchen (Seitenstrahlen) in succedanen Quirlen hervor, welche am Hauptstrahl jedoch geradlinig über einander stehen, nicht alterniren (β in Fig. 200). Jedes Blatt beginnt mit einem Knoten (Basilarknoten) [1], durch den es mit dem Stammknoten verbunden ist, ebenso jedes Blättchen an seinem Hauptblatt. Diese Basilarknoten sind die Ausgangspunkte für die Bildung der Rinde, welche bei der Gattung Chara die Internodien des Stammes überzieht, die aber den Nitellen fehlt. Von dem Basilarknoten jedes Blattes läuft ein morphologisch individualisirter Rindenlappen abwärts und einer aufwärts [2]) (Vergl. Fig. 199, r, r', r'' u. Fig. 201);

1) Die Zelle x in Fig. 199 *A* kann aber auch als erstes Internodium des Blattes aufgefasst werden; dann bestände der Stammknoten nur aus der mittlerenScheibe *m*, welche durch eine Längswand halbirt wird. Die Vergleichung mit Muscineen und Gefässkryptogamen führt aber auch zu der Annahme, dass die ganze aus y hervorgehende Zellgruppe $x\ S\ r''\ r'''$ dem Stamm und Blatt gemeinsam zukommt.

2) Das erste Internodium jedes Zweiges und Blattes berindet sich nur durch absteigende Rindenlappen des nächst oberen Knotens.

in der Mitte jedes Internodiums treffen daher ebenso viele absteigende Rin(lappen, als Blätter im Quirle sind, mit dem vom nächst unteren Quirl aufstei(den Rindenlappen zusammen; die Zahl der letzteren ist jedoch um einen geri(weil das Blatt, in dessen Axel der Seitenspross entsteht, keinen aufsteige(Lappen bildet. Die Rindenlappen schliessen seitlich zusammen und bilden

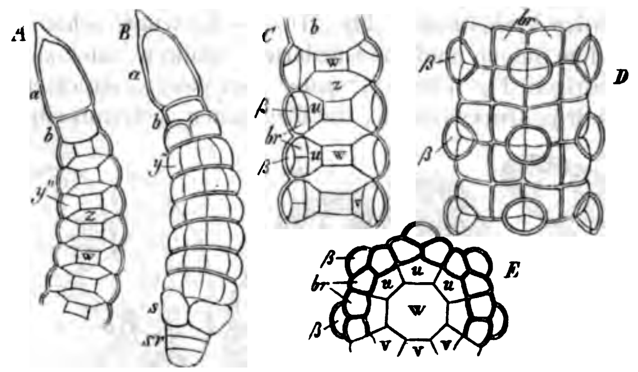


Fig. 200. Chara fragilis, Blätter. *a* Endglied, *b* vorletztes Glied eines Blattes; *z* Internodialzellen des Bl *w* Blattknotenzelle; *y''* Mutterzelle eines Seitenstrahls und seines Basilarknotens, aus ihr entsteht *v* und Verbindungsglied) *br* der Basilarknoten, der vier einfache Rindenlappen liefert, und *β* der Seitenstrahl. *A* im Längsschnitt, *B* ganzes junges Blatt, von aussen gesehen, mit dem Stipulus *s* und seinem absteigenden St Rindenlappen *sr*; *D* mittlerer Theil eines älteren, doch noch jungen Blattes von aussen; *E* Querschnitt Blattknotens von dem Alter wie *D*.

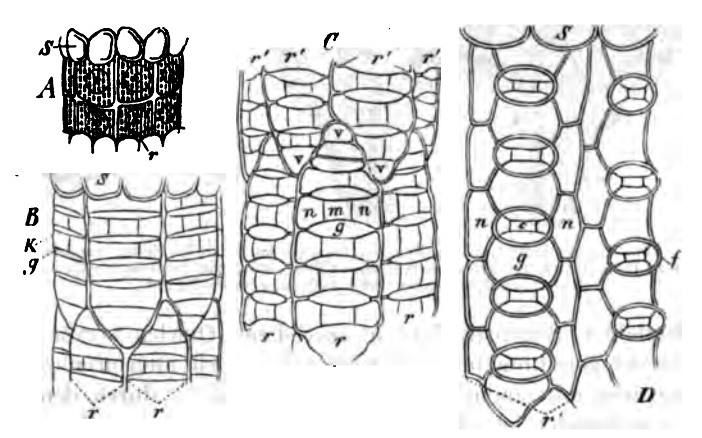


Fig. 201. Entwickelung der Stammrinde bei Chara fragilis; *A* ein sehr junges Internodium des Stammes mi noch einzelligen Rindenlappen (*r*); *B* bis *D* weitere Entwickelung derselben; *r*, *r* bedeutet überall die von un Blättern aufsteigenden, *r'*, *r'*, *r'* die von oberen Blättern absteigenden Rindenlappen; *v*, *v* die Scheitelzelle Rindenlappens; *g*, *g* seine Internodialzellen, *n*, *m*, *n*, seine Knotenbildung, *c* in *D* die Centralzelle eines Ri knotens. — *S* bedeutet überall die paarig aus den Blattbasen entspringenden einzelligen »Stipulargebilde

geschlossene Hülle um das Internodium, in der Mitte desselben schieben sich auf- und absteigenden prosenchymatisch in einander. Die Berindung entsteh früh, dass das sich verlängernde Internodium von Anfang an berindet ist, Rindenlappen folgen genau seiner Ausdehnung in Länge und Dicke. Jeder Rind lappen wächst gleich dem Stamme mittelst einer Scheitelzelle fort, dieselbe bi Quersegmente, aus deren jedem durch nochmalige Quertheilung eine Rind lappeninternodialzelle und eine Rindenlappenknotenzelle hervorgeht; letztere t

ntheridiums. — Jedes Köpfchen trägt (im Mittel) sechs kleinere Zellen (secun-
äre Köpfchen), aus deren jeder (im Mittel) vier lange peitschenförmige dünne
äden hervorwachsen, welche vielfach gewunden, den Innenraum des Antheri-
iums ausfüllen (Fig. 205 *B*). Jeder dieser Fäden (deren Zahl also ungefähr 200
eträgt) besteht selbst wieder aus einer Reihe kleiner scheibenförmiger Glieder
D, E, F), deren Zahl auf 100—200 steigt. In jeder dieser 20,000—40,000 Zellen
ntsteht ein Spermatozoid, ein dünner, hinten verdickter, schraubig gewundener
aden, der an seinem spitzen Ende zwei lange, feine Cilien trägt (Fig. 205 *G*).
ei völliger Reife fallen die acht Schilder aus einander, indem sich ihre sphärische
rümmung vermindert; die Spermatozoiden verlassen ihre Mutterzellen und
chwärmen im Wasser umher; das Aufbrechen scheint gewöhnlich Morgens zu
eschehen, die Spermatozoiden schwärmen einige Stunden, auch bis zum
Abend.

Die erwachsene, zur Befruchtung reife Eiknospe ist mehr oder minder lang
ellipsoidisch; sie sitzt auf einer kurzen, nur bei Nitella äusserlich sichtbaren Stiel-
zelle und besteht aus einer axilen Zellreihe, die von fünf schraubig gewundenen
Hüllschläuchen dicht umgeben ist. Das Ganze muss als ein metamorphosirter Spross
betrachtet werden. Die Stielzelle entspricht dem untersten Internodium eines
solchen, sie trägt eine kurze Knotenzelle, aus welcher die fünf Hüllschläuche als
Blattquirl entspringen. Ueber der Knotenzelle erhebt sich die eigenthümlich aus-
gebildete Scheitelzelle des Sprosses; sie ist im Verhältniss zu den anderen Thei-
len sehr gross und eiförmig. An ihrer Basis, unmittelbar über der Knotenzelle
wird frühzeitig bei Chara eine niedrige, hyaline Zelle abgetrennt, an ihrer Stelle
findet sich bei Nitella eine ungefähr scheibenförmige Gruppe solcher Zellen, die
von Braun als Wendungszellen bezeichnet worden sind. Die grosse Scheitelzelle
der Eiknospe ist neben Protoplasma mit vielen Oeltropfen und Stärkekörnern
erfüllt, nur ihre Scheitelregion (die Scheitelpapille) enthält reines hyalines Pro-
toplasma. — Die chlorophyllreichen Hüllschläuche ragen über die Scheitelpapille
empor und tragen das Körnchen, welches bei Chara aus fünf grösseren, bei
Nitella aus fünf Paaren kleiner Zellen besteht, die schon in früher Jugend von
den Hüllschläuchen durch Querwände abgesondert worden sind. Ueber der Schei-
telpapille und unterhalb des einen dichten Deckel darstellenden Körnchens
bilden die fünf Hüllschläuche den Hals, der einen engen Hohlraum, den Scheitel-
raum, umgiebt; er ist oberhalb der Papille umgekehrt konisch, verengt sich auf-
wärts, in dem die fünf Halstheile nach innen vorragen, eine Art Diaphragma
bilden, durch dessen centrale sehr enge Oeffnung die Verbindung mit dem oberen
geräumigen Theil des Scheitelraums hergestellt wird; dieser ist oben durch das
Körnchen verschlossen, aber zur Zeit der Befruchtung durch fünf Spalten zwischen
den fünf Halstheilen der Schläuche seitlich nach aussen geöffnet; durch diese
Spalten treten die Spermatozoiden in den mit hyalinem Schleim erfüllten Scheitel-
raum, um von dort aus in die (wahrscheinlich hautlose) Scheitelpapille der Eizelle
(Centralzelle = Scheitelzelle des Eisprosses) einzudringen. — Nach der Befruch-
tung werden die Chlorophyllkörner der Hülle röthlichgelb; die der Eizelle an-
liegende Wand der Schläuche verdickt sich, sie verholzt und färbt sich schwarz;
so wird die nun zur Oospore umgewandelte Eizelle von einer harten, schwarzen
Schale umgeben, mit welcher sie abfällt, um im nächsten Herbst oder nach dem
Winter zu keimen.

schieden; vorzugsweise durch die mangelhafte oder ganz fehlende Berindung des unteren Internodiums und des ersten Blattquirls; die von dem ersten Knoten des Zweiges abwärts gehenden Rindenlappen trennen sich oft von dem Internodium ab und wachsen frei, sich aufkrümmend, fort; die Blätter des untersten Quirls bilden oft keine Knoten. 3) Die Zweigvorkeime; sie entspringen neben den vorigen aus den Knoten des Stammes, sind aber von den Zweigen wesentlich verschieden und den aus der Spore hervorgehenden Vorkeimen gleich gebaut; sie sind gleich jener nur an Ch. fragilis (von Pringsheim) beobachtet worden. Eine Zelle des Stammknotens erhebt sich und wächst zu einem Schlauch aus, dessen Spitze sich durch eine Querwand abgliedert. In der fortwachsenden Endzelle treten noch weitere Theilungen ein, bis die aus ihr hervorgehende »Vorkeimspitze« aus einer 3—6gliedrigen Zellreihe besteht. Unterhalb der Vorkeimspitze (*ab* in *C* Fig. 203) schwillt der Schlauch an, und die erweiterte Stelle schliesst sich durch eine Querwand als Zelle ab, die Pringsheim den Knospengrund nennt (in Fig. 203 *C* die Theile *v* bis *d* umfassend). Diese Zelle wird nun durch zwei schiefe Wände in drei Zellen getheilt, deren mittlere (*q*) sich schlauchartig (wie ein Internodium) verlängert, während die obere und untere kurz bleiben. Aus der unteren bildet sich später ein bewurzelter, blattloser Knoten (*d* in Fig. 203 und Fig. 198), während die obere, welche zwischen der Vorkeimspitze *ab* und der verlängerten Zelle *q* liegt, zur Axe der neuen Generation sich umgestaltet; sie wölbt sich auf der einen Seite nach aussen und theilt sich succedan in die Zellen *I*, *II*, *III* und *v*. Jede

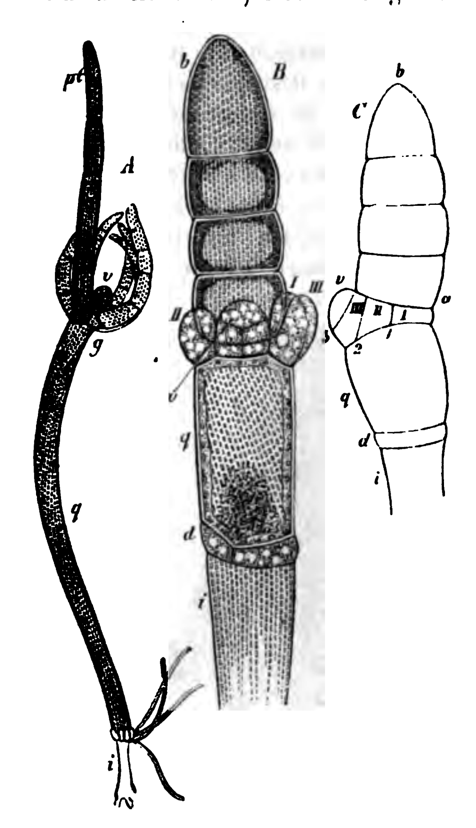


Fig. 203. Ch. fragilis; *A* ein ganzer Zweigvorkeim, *i* das unterste blasse Glied unter dem Wurzelknoten; *q* das lange, aus der Mittelzelle des Knospengrundes entstandene Glied; *pt* die Vorkeimspitze; bei *g* der Scheinquirl der Blätter, *v* die Knospe der zweiten Generation der Laubpflanze; *B* oberer Theil eines jüngeren Zweigvorkeims: *i*, *d*, *q* wie vorhin, *b* = *pt* des Vorigen; *I*, *II*, *III* die jungen Blättchen der Uebergangsknoten, *v* die Knospe des Laubstammes; *C* noch jüngerer Zweigvorkeim; *i*, *d*, *q*, *b* wie bei *B* und *A*; *I*, *II*, *III* die Zellen, aus denen die Uebergangsknoten entstehen; *v* die Scheitelzelle der Stammknospe (nach Pringsheim, *B* ist 170mal vergr.).

der Zellen *I*, *II*, *III* verwandelt sich durch Theilungen in eine Zellenscheibe, einen Uebergangsknoten, deren also drei, ohne zwischenliegende Internodien, über einander stehen; die seitlichen Zellen derselben wachsen rechts und links hervor und bilden unvollkommene Blätter von verschiedener Länge; die am meisten auswärts liegende Zelle *v* (Fig. 203 *C*) dagegen beginnt nun eine Zelltheilungsfolge zu zeigen, die der eines normalen blättertragenden Sprosses entspricht; sie ist die Mutterzelle und zugleich die erste Scheitelzelle der neuen Generation, d. h.

kugel sich aufbaut, erfährt auch das Blatt noch weitere Veränderung, die wir zuerst betrachten wollen. Das Segment *III* (Fig. 207 *A*) wird zum ersten Internodium des Blattes, *II* zu einem Knoten, der die Seitenblättchen *nb* in *C* und *D* entwickelt. Die Zelle *I* theilt sich in zwei (*C* bei *I*), deren untere kurz bleibt, während die obere zur flaschenförmigen Zelle *f* in Fig. 207 *D* und Fig. 208 auswächst.

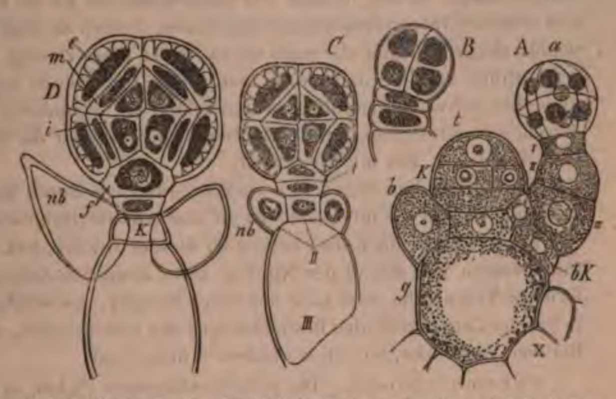


Fig. 207. Nitella flexilis, Entwickelung der Antheridien. Bei *B, C, D* ist das Protoplasma durch Einwirkung von Glycerin contrahirt.

Die kugelige Mutterzelle des Antheridiums (*A, a*) theilt sich zuerst durch eine zum Stammzweig radial gestellte, senkrechte Wand in zwei Halbkugeln; durch auf der vorigen rechtwinkelige, senkrechte Wände werden diese in 4 Quadranten zerlegt; in jedem der letzteren erfolgt (gleichzeitig in allen vieren) eine dritte Theilung horizontal und rechtwinkelig auf den beiden vorigen Wänden, das Antheridium besteht nun aus 4 oberen und 4 unteren Kugeloctanten. (Contraction durch Glycerin zeigt deutlich, dass bei jeder dieser Theilungen vor dem Erscheinen der Cellulosewand der Protoplasmakörper schon völlig getheilt ist (Fig. 207 *B*); selbt die zweite Theilung erfolgt, bevor die Wand zwischen den beiden zuerst entstandenen Hälften da ist; es gelingt die vier Quadranten sich contrahiren zu lassen, ohne dass zwischen ihnen eine Wand sichtbar wird; in Fig. 207 *B* ist soeben die dritte Theilung erfolgt, die zweite senkrechte Wand ist schon gebildet, die beiden hier sichtbaren Quadranten sind bereits getheit, es ist aber noch keine horizontale Wand entstanden. Fig. 207 *A, a* zeigt die 8 Octanten sammt ihren Kernen perspectivisch. — Jeder Octant wird nun zunächst in eine äussere und in eine innere Zelle zerlegt (Fig. 207 *C*), die letztere wird nochmals in allen 8 Octanten getheilt (*D*), so dass nun jeder Octant aus einer äusseren, mittleren, inneren Zelle besteht (*D, e, m, i*). — Bis hierher bleibt die Kugel solid, alle Zellen schliessen dicht zusammen; nun aber beginnt ein ungleichförmiges Wachsthum und mit diesem die Bildung von Intercellularräumen (Fig. 208). Die 8 äusseren Zellen (*e*) sind die jungen Schilder, deren Seitenwände die erwähnte radiale Einfaltung schon früher zeigen; sie wachsen stärker in tangentialer Richtung als die inneren Zellen, die Kugeloberfläche vergrössert sich rascher als ihr Inhalt; die mittleren Zellen (*m*), welche die Manubrien bilden, bleiben den Schildern an deren Mitte angewachsen, werden aber durch das tangentiale Wachsthum der Seitentheile der Schilder von einander getrennt; sie wachsen langsam in radialer Richtung; die innerste Zelle *i* jedes Octanten rundet sich ab und wird zum Köpfchen.

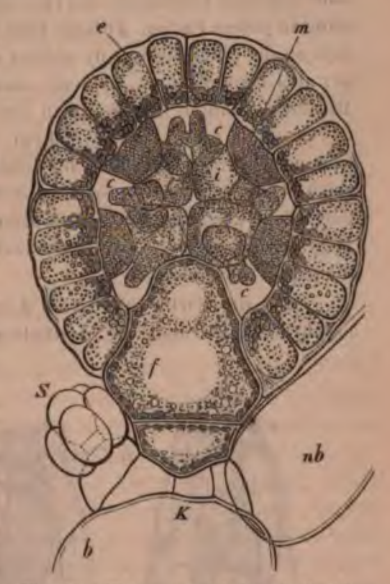


Fig. 208. Weiter entwickeltes Antheridium von Nitella flexillis (etwa 500mal vergrössert).

morphologische Bedeutung und Stellung bleibt dieselbe. Wir betrachten beiderlei Organe zunächst im entwickelten Zustand.

Die **Antheridien** sind kugelig, von $\frac{1}{2}$—1 Millim. Durchmesser, anfangs grün, dann roth gefärbt. Die Wandung besteht aus acht flachen Zellen, von denen vier, um den freien Pol der Kugel gelagert, dreieckig sind, während die vier um die Basis gelagerten viereckig, abwärts verschmälert sind; jede dieser Zellen stellt ein Stück der Kugelschale dar; sie werden als Schilder bezeichnet;

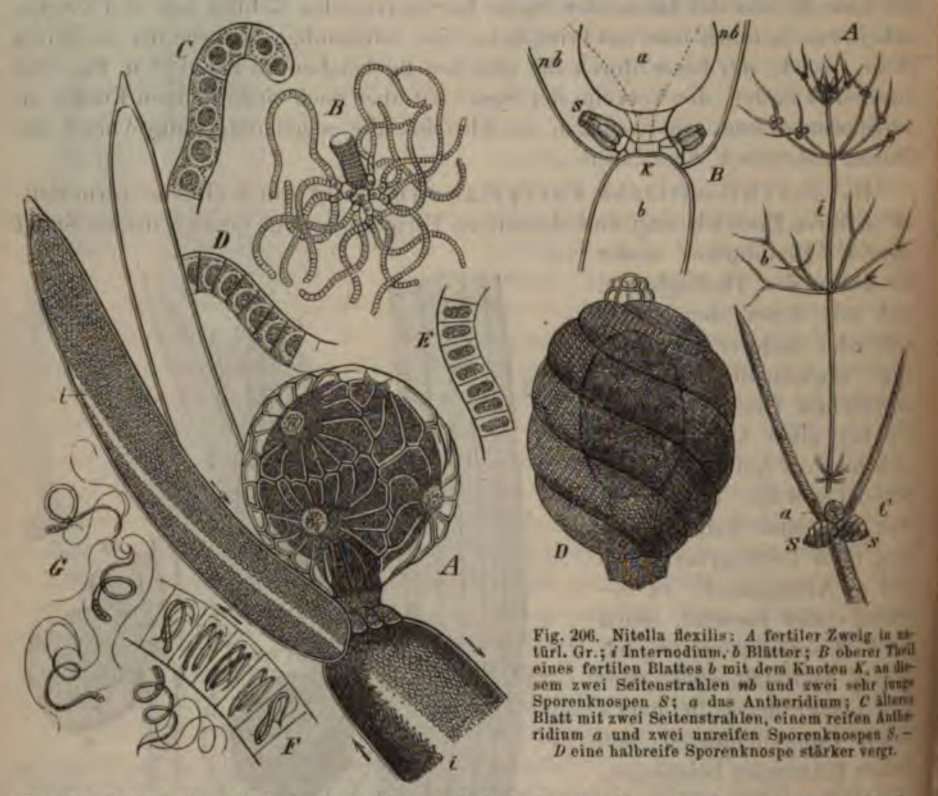


Fig. 206. Nitella flexilis: *A* fertiler Zweig in natürl. Gr.; *i* Internodium, *b* Blätter; *B* oberer Theil eines fertilen Blattes *b* mit dem Knoten *K*, an diesem zwei Seitenstrahlen *nb* und zwei sehr junge Sporenknospen *S*; *a* das Antheridium; *C* älteres Blatt mit zwei Seitenstrahlen, einem reifen Antheridium *a* und zwei unreifen Sporenknospen *S*. — *D* eine halbreife Sporenknospe stärker vergr.

Fig. 205. Nitella flexilis; *A* fast reifes Antheridium am Ende des Hauptstrahles, neben ihm zwei Seitenstrahlen des Blattes, *i* Interferenzstreifen; Pfeile bedeuten die Stromrichtung des Protoplasmas. — *B* ein Manubrium mit seinem Köpfchen und den peitschenförmigen Fäden, in denen die Spermatozoiden entstehen, *C* Ende eines solchen jungen Fadens; *D* mittlerer Theil eines älteren; *E* noch älter; *F* reifer Antheridienfaden mit Spermatozoiden *G*. (*C*—*G* 550 vergr.).

im unreifen Zustand ist die innere Wandung derselben mit grünen Chlorophyllkörnern bedeckt, die bei der Reife sich roth färben; da die äusseren Wände frei davon sind, so erscheint der Umfang der Kugel hell, durchsichtig (Fig. 204 *A*); von den Seitenwänden aus dringen mehrere Einfaltungen der Zellhaut gegen die Mitte jedes Schildes ein, wodurch dieses strahlig gelappt erscheint. Von der Mitte der Innenwand jedes Schildes ragt eine cylindrische Zelle nach innen, beinahe bis zum Mittelpunkt der Hohlkugel, diess sind die sogen. Griffe oder Manubrien; zwischen den vier unteren Schildern drängt sich auch die flaschenförmige Trägerzelle des Antheridiums nach innen; am centralen Ende jedes der acht Manubrien sitzt eine rundliche, hyaline Zelle, das Köpfchen; diese 25 Zellen bilden das Gerüste des

Antheridiums. — Jedes Köpfchen trägt (im Mittel) sechs kleinere Zellen (secundäre Köpfchen), aus deren jeder (im Mittel) vier lange peitschenförmige dünne Fäden hervorwachsen, welche vielfach gewunden, den Innenraum des Antheridiums ausfüllen (Fig. 205 *B*). Jeder dieser Fäden (deren Zahl also ungefähr 200 beträgt) besteht selbst wieder aus einer Reihe kleiner scheibenförmiger Glieder (*D*, *E*, *F*), deren Zahl auf 100—200 steigt. In jeder dieser 20,000—40,000 Zellen entsteht ein Spermatozoid, ein dünner, hinten verdickter, schraubig gewundener Faden, der an seinem spitzen Ende zwei lange, feine Cilien trägt (Fig. 205 *G*). Bei völliger Reife fallen die acht Schilder aus einander, indem sich ihre sphärische Krümmung vermindert; die Spermatozoiden verlassen ihre Mutterzellen und schwärmen im Wasser umher; das Aufbrechen scheint gewöhnlich Morgens zu geschehen, die Spermatozoiden schwärmen einige Stunden, auch bis zum Abend.

Die erwachsene, zur Befruchtung reife Eiknospe ist mehr oder minder lang ellipsoidisch; sie sitzt auf einer kurzen, nur bei Nitella äusserlich sichtbaren Stielzelle und besteht aus einer axilen Zellreihe, die von fünf schraubig gewundenen Hüllschläuchen dicht umgeben ist. Das Ganze muss als ein metamorphosirter Spross betrachtet werden. Die Stielzelle entspricht dem untersten Internodium eines solchen, sie trägt eine kurze Knotenzelle, aus welcher die fünf Hüllschläuche als Blattquirl entspringen. Ueber der Knotenzelle erhebt sich die eigenthümlich ausgebildete Scheitelzelle des Sprosses; sie ist im Verhältniss zu den anderen Theilen sehr gross und eiförmig. An ihrer Basis, unmittelbar über der Knotenzelle wird frühzeitig bei Chara eine niedrige, hyaline Zelle abgetrennt, an ihrer Stelle findet sich bei Nitella eine ungefähr scheibenförmige Gruppe solcher Zellen, die von Braun als Wendungszellen bezeichnet worden sind. Die grosse Scheitelzelle der Eiknospe ist neben Protoplasma mit vielen Oeltropfen und Stärkekörnern erfüllt, nur ihre Scheitelregion (die Scheitelpapille) enthält reines hyalines Protoplasma. — Die chlorophyllreichen Hüllschläuche ragen über die Scheitelpapille empor und tragen das Körnchen, welches bei Chara aus fünf grösseren, bei Nitella aus fünf Paaren kleiner Zellen besteht, die schon in früher Jugend von den Hüllschläuchen durch Querwände abgesondert worden sind. Ueber der Scheitelpapille und unterhalb des einen dichten Deckel darstellenden Körnchens bilden die fünf Hüllschläuche den Hals, der einen engen Hohlraum, den Scheitelraum, umgiebt; er ist oberhalb der Papille umgekehrt konisch, verengt sich aufwärts, in dem die fünf Halstheile nach innen vorragen, eine Art Diaphragma bilden, durch dessen centrale sehr enge Oeffnung die Verbindung mit dem oberen geräumigen Theil des Scheitelraums hergestellt wird; dieser ist oben durch das Körnchen verschlossen, aber zur Zeit der Befruchtung durch fünf Spalten zwischen den fünf Halstheilen der Schläuche seitlich nach aussen geöffnet; durch diese Spalten treten die Spermatozoiden in den mit hyalinem Schleim erfüllten Scheitelraum, um von dort aus in die (wahrscheinlich hautlose) Scheitelpapille der Eizelle (Centralzelle = Scheitelzelle des Eisprosses) einzudringen. — Nach der Befruchtung werden die Chlorophyllkörner der Hülle röthlichgelb; die der Eizelle anliegende Wand der Schläuche verdickt sich, sie verholzt und färbt sich schwarz; so wird die nun zur Oospore umgewandelte Eizelle von einer harten, schwarzen Schale umgeben, mit welcher sie abfällt, um im nächsten Herbst oder nach dem Winter zu keimen.

Die Characeen sind durch die Grösse ihrer Zellen und durch die einfache Beziehungen der einzelnen Zellen zum Aufbau des ganzen Körpers ausgezeichne Alle jungen Zellen enthalten Kerne, die anfangs immer im Centrum des die gan Zelle erfüllenden Protoplasmas liegen, jeder Zweitheilung der Zellen geht die Auf lösung des Kerns und die Neubildung zweier Kerne voraus. Mit dem Wachsthu der Zellen bilden sich im Protoplasma Vacuolen, die endlich in eine einzige gros (den Saftraum) zusammenfliessen; das nun die Wandung als dicker Beleg aus kleidende Protoplasma beginnt jetzt seine rotirende Bewegung, die immer de längsten Weg in der Zelle folgt; der Zellkern löst sich um diese Zeit auf, währen Chlorophyllkörner sich bilden. Mit dem Wachsthum der ganzen Zelle wachse auch diese und vermehren sich durch wiederholte Zweitheilung. Die Chlorophyll körner kleben an der Innenseite der äusserten, dünnen, ruhenden Protoplasma schicht, sie nehmen keinen Theil an der Rotation der weiter nach innen liegende Protoplasmaschichten. Das rotirende Protoplasma differenzirt sich mit zunehmen- dem Wachsthum der Zelle in eine sehr wasserreiche und in wasserärmere dichter Portionen; jene erscheint wie hyaliner Zellsaft, in welchem diese in Form rund- licher, kleiner und grosser Klumpen schwimmen. Indem diese dichteren Körpe von dem rotirenden, wasserhellen Protoplasma passiv mit fortgeschweift werden, was man an ihren sich überstürzenden Bewegungen erkennt, entsteht der Schein, als ob der Zellsaft die rotirende Bewegung ausführte. Neben den dichteren Pro- toplasmaklumpen von mehr unregelmässiger Form finden sich auch viel kugelige, die mit zarten Stacheln besetzt sind und Wimperkörperchen genannt werden; auch sie bestehen aus Protoplasma. Die Strömung ist, wie Nägeli zeigt, nächst der ruhenden Wandschicht am schnellsten und wird nach innen immer langsamer, daher überstürzen sich die Kugeln und Ballen, welche in dem dünnen rotirenden Protoplasma schwimmen, weil sie mit verschiedenen Stellen ihrer Oberfläche in Schichten von verschiedener Geschwindigkeit eintauchen. Die Chlorophyllkörner sind der Stromrichtung entsprechend an der ruhenden Schicht in Längsreihen geordnet und so dicht gelagert, dass sie eine Schicht bilden; nur an den sogen. Interferenzstreifen (*i* in Fig. 205) fehlen sie; diese Interferenzstreifen bezeichnen die Linie, wo der auf- und der absteigende Theil des rotirenden Protoplasmas einer Zelle neben einander in entgegengesetzter Richtung hinlaufen, wo also Ruhe herrscht. Die Richtung der rotirenden Bewegung in jeder Zelle steht in gesetz- mässiger Beziehung zu derjenigen aller übrigen Zellen der Pflanze und somit zum morphologischen Aufbau derselben, wie A. Braun gezeigt hat.

Von den entwickelungsgeschichtlichen Verhältnissen hebe ich hier nur noch die der Antheridien und Sporenknospen hervor.

A n t h e r i d i e n. Die Zellenfolge bei ihrer Entstehung wurde schon von A. Braun an Nitella syncarpa und Chara Baueri erschöpfend beschrieben; sie stimmt mit der von Nitella flexilis und Chara fragilis überein. — Bei Nitella wird das Endglied des Blattes (Hauptstrahl eines Quirls) zum Antheridium; das älteste Blatt eines Quirls bildet sein Antherium zuerst, die anderen folgen ihrem Alter nach; die Antheridien werden schon in frühester Jugend des Blattquirls kenntlich. — Fig. 207 *A* zeigt den Längsschnitt durch die Spitze eines Zweiges, dessen Scheitelzelle *t* ist; das zuletzt gebildete Segment derselben hat sich schon durch eine Querwand getheilt in eine Knotenmutterzelle *K* und eine unter ihr liegende Internodialzelle; unter dieser liegt der Stammknoten mit dem letzten Blattquirl; *b* ist sein jüngstes Blatt, *bK* der Basilarknoten des ältesten, welches bereits aus den Segmenten *I*, *II*, *III* besteht; *a* ist das zum Antheridium sich umbildende Endglied dieses Blattes. Während die Antheridium-

kugel sich aufbaut, erfahrt auch das Blatt noch weitere Veränderung, die wir zuerst betrachten wollen. Das Segment *III* (Fig. 207 *A*) wird zum ersten Internodium des Blattes, *II* zu einem Knoten, der die Seitenblättchen *nb* in *C* und *D* entwickelt. Die Zelle *I* theilt sich in zwei (*C* bei *I*), deren untere kurz bleibt, während die obere zur flaschenförmigen Zelle *f* in Fig. 207 *D* und Fig. 208 auswächst.

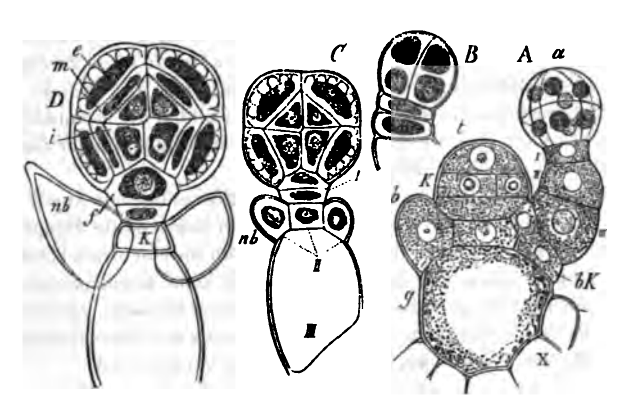


Fig. 207. Nitella flexilis, Entwickelung der Antheridien. Bei *B*, *C*, *D* ist das Protoplasma durch Einwirkung von Glycerin contrahirt.

Die kugelige Mutterzelle des Antheridiums (*A*, *a*) theilt sich zuerst durch eine zum Stammzweig radial gestellte, senkrechte Wand in zwei Halbkugeln; durch auf der vorigen rechtwinkelige, senkrechte Wände werden diese in 4 Quadranten zerlegt; in jedem der letzteren erfolgt (gleichzeitig in allen vieren) eine dritte Theilung horizontal und rechtwinkelig auf den beiden vorigen Wänden, das Antheridium besteht nun aus 4 oberen und 4 unteren Kugeloctanten. (Contraction durch Glycerin zeigt deutlich, dass bei jeder dieser Theilungen vor dem Erscheinen der Cellulosewand der Protoplasmakörper schon völlig getheilt ist (Fig. 207 *B*); selbt die zweite Theilung erfolgt, bevor die Wand zwischen den beiden zuerst entstandenen Hälften da ist; es gelingt die vier Quadranten sich contrahiren zu lassen, ohne dass zwischen ihnen eine Wand sichtbar wird; in Fig. 207 *B* ist soeben die dritte Theilung erfolgt, die zweite senkrechte Wand ist schon gebildet, die beiden hier sichtbaren Quadranten sind bereits getheit, es ist aber noch keine horizontale Wand entstanden. Fig. 207 *A*, *a* zeigt die 8 Octanten sammt ihren Kernen perspectivisch. — Jeder Octant wird nun zunächst in eine äussere und in eine innere Zelle zerlegt (Fig. 207 *C*); die letztere wird nochmals in allen 8 Octanten getheilt (*D*), so dass nun jeder Octant aus einer äusseren, mittleren, inneren Zelle besteht (*D*, *e*, *m*, *i*). — Bis hierher bleibt die Kugel solid, alle Zellen schliessen dicht zusammen; nun aber beginnt ein ungleichförmiges Wachsthum und mit diesem die Bildung von Intercellularräumen (Fig. 208). Die 8 äusseren Zellen (*e*) sind die jungen Schilder, deren Seitenwände die erwähnte radiale Einfaltung schon früher zeigen; sie wachsen stärker in tangentialer Richtung als die inneren Zellen, die Kugeloberfläche vergrössert sich rascher als der Inhalt; die mittleren Zellen (*m*), welche die Manubrien bilden, bleiben den Schildern in deren Mitte angewachsen, werden aber durch das tangentiale Wachsthum der Seitentheile der Schilder von einander getrennt; sie wachsen langsam in radialer Richtung; die innerste Zelle *i* jedes Octanten rundet sich ab und wird zum Köpfchen.

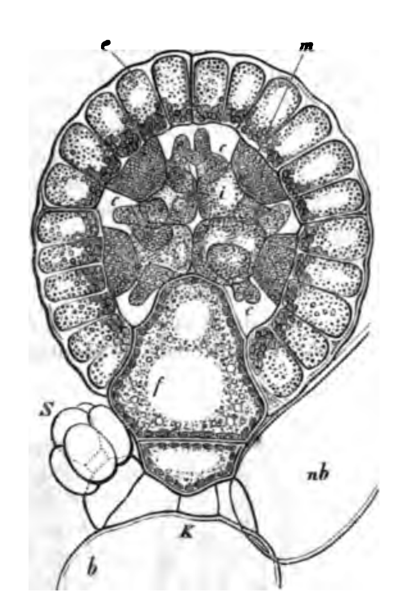


Fig. 208. Weiter entwickeltes Antheridium von Nitella flexillis (etwa 500mal vergrössert).

Auch die Zelle *f* in Fig. 207 *D* wächst nun rasch heran und drängt sich zwischen de unteren 4 Schildern in's Innere der Kugel, sie wird zur flaschenförmigen Zelle, auf dere Scheitel die 8 Köpfchen ruhen. Fig. 208 zeigt diesen Zustand des Antheridiums im optische Längsschnitt; wo die Wände der Köpfchenzellen an die nun entstandenen, mit Flüssigkeit erfüllten Intercellularräume angrenzen, treiben sie Zweige (*c*), welche sich durch Querwände abgliedern und abermals verzweigen; diese Zweige verlängern sich durch Spitzenwachsthum und werden durch zahlreiche Querwände getheilt. Die untersten Gliede derselben schwellen rundlich an und bilden die secundären Köpfchen, auf denen die cylindrischen Fäden stehen, deren scheibenförmige Glieder die Mutterzellen der Spermatozoide sind (vergl. Fig. 208 mit Fig. 205 *B*).

Die Antheridien von Chara fragilis entstehen durch Metamorphose derjenigen Seitenstrahlen, welche die innerste Reihe an einem Blatte (Hauptstrahl) bilden, und zwar schreitet wie Fig. 210 zeigt, die Entwickelung an diesem abwärts fort. Die Zellenfolge und das Wachsthum zeigen von denen der Nitellen keine nennenswerthen Abweichungen; die flaschenförmige Trägerzelle sitzt hier auf einer kleinen, zwischen die Rindenzellen eingekeilten Zelle, der Centralzelle des Basilarknotens des Seitenstrahls, die nach Braun auch bei sterilen Blättern vorkommt, wo ich sie indessen nicht fand.

S p e r m a t o z o i d e n. Die peitschenförmigen Fäden, in denen die Spermatozoiden entstehen, wachsen nicht bloss an ihrer Spitze, sondern auch intercalar, diess zeigen die verlängerten Glieder (inmitten junger Fäden), mit je zwei Kernen, zwischen denen noch keine Theilungswand entstanden ist (Fig. 205 *C*): je länger die Fäden werden, desto häufiger werden ihre Theilungen, bis die einzelnen Glieder endlich als ziemlich schmale Querscheiben erscheinen. Die weitere Umbildung des Inhalts dieser Mutterzellen der Spermatozoiden läuft von dem Fadenende aus rückwärts; die Spermatozoiden entstehen in basipetaler Ordnung in jedem Faden. Anfangs liegt der Kern jeder Mutterzelle in deren Mitte, später legt er sich an die eine Querwand; sodann verschwinden die Kerne, ihre Substanz mischt sich mit der des Protoplasmas, welches nun einen centralen, scheibenförmigen Klumpen in der Mutterzelle bildet, umgeben von einer hyalinen Flüssigkeit (*E* Fig. 205); aus ihm bildet sich das Spermatozoid, neben welchem, wenn es fertig ist, kein körniges Protoplasma mehr zu finden ist (vergl. die entgegengesetzte Ansicht Schacht's: die Spermatozoiden im Pflanzenreich, 1864, p. 30). Die Spermatozoiden beginnen schon in ihrer Zelle zu rotiren, um dann nach dem Zerfallen des Antheridiums aus ihnen zu entweichen; der fadenförmige Körper zeigt bei Nitella 2—3, bei Chara 3—4 Windungen; das hintere dickere Ende enthält einige glänzende Körnchen.

Auch die E n t w i c k e l u n g d e r E i k n o s p e n wurde schon von A. Braun ausführlich beschrieben; ich habe sie ebenfalls an Nitella flexilis und Chara fragilis studirt. Bei Nitella flexilis entspringt die Sporenknospe aus dem Blattknoten unter dem Antheridium (Fig. 206 *B* und *C*), sie wird viel später angelegt als dieses. Fig. 209 *A* zeigt eine sehr junge Sporenknospe, deren Trägerzelle *b* die kleinere Knotenzelle mit den fünf Hüllschlauchanlagen *h* (von denen hier nur 2 im Längsschnitt zu sehen sind) trägt; über der Knotenzelle liegt die Scheitelzelle *s* des Sprosses, als welcher die Eiknospe zu deuten ist; *B* zeigt eine

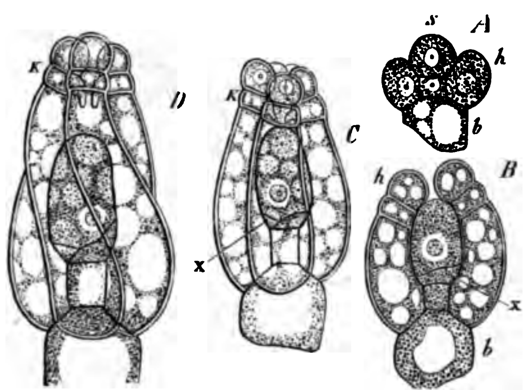


Fig. 209. Entwickelung der Sporenknospe von Nitella flexilis (s. den Text) etwa 300mal vergr. *x* die Wendungszellen.

weitere Entwickelungsstufe, wo bereits die erste der von A. Braun als Wendungszelle *x* bezeichneten Zellen aufgetreten ist, auch sind am oberen Theil jedes Hüllschlauches zwei Querwände aufgetreten; diese oberen kurzen Zellen werden durch das intercalare Wachsthum der Schläuche über die Scheitelzelle emporgehoben und bilden das Krönchen *K* in *C* und *D*. — Die untere der beiden niederen oberen Zellen bildet je einen nach innen und unten vorragenden Fortsatz, wie Fig. *C* und *D* zeigt, so dass alle fünf zusammen eine nach unten offene Reuse darstellen. Erst später beginnt die schraubige Drehung der Hüllschläuche, deren Windungen immer niedriger werden, während die Scheitelzelle des Eisprosses nun an Umfang beträchtlich zunimmt und sich zur Eizelle ausbildet (Fig. 206). Die Entwickelung und Befruchtung der Eiknospe der Gattung Chara ist kürzlich von De Bary (bei Ch. foetida) ausführlich beschrieben worden. Auch hier besteht von frühen Entwickelungsstadien an die Eiknospe aus einer axilen dreigliederigen Zellreihe und fünf um diese eine Hülle bildenden zweigliedrigen. Die unterste Zelle der axilen Reihe ist die Knotenzelle; die zweite bleibt auch hier klein, farblos, und entspricht der ersten Wendungszelle bei Nitella; sie wird, wie De Bary's Abbildungen zeigen, auch hier durch eine etwas schiefe Querwand an der Basis der Scheitelzelle (der nun dritten der axilen Reihe) abgetrennt. Anfangs fast halbkugelig wächst die Scheitelzelle zuerst zu der Form eines schmalen Cylinders heran, dann wird sie eiförmig; sie ist bis zur Erreichung ihrer definitiven Grösse mit sehr zarter, dünner Membran versehen; in ihrem Protoplasma häufen sich Fetttropfen und Stärkekörner an, nur ihr Scheitel bleibt frei, er stellt eine durchscheinende, fein granulirte Endpapille, den Empfängnissfleck, dar, und so constituirt sich die Scheitelzelle der Eiknospe zur Eizelle. — Die fünf Hüllschläuche sind der Scheitelzelle oder Eizelle von Anfang an dicht angeschmiegt, nachdem sich eine jede durch eine Querwand, ungefähr in mittlerer Höhe, getheilt hat, treten die oberen der hierdurch abgetrennten Zellen auch oberhalb der Scheitelzelle in lückenlose Verbindung. Dieser ringsum ununterbrochene Schluss der Hülle wird, wenigstens bei Chara foetida, hergestellt, bevor die Wendungszelle von der Eizelle sich abtrennt. — Die fünf oberen Zellen der Hülle sind zuerst den fünf unteren gleich hoch, und die sie trennenden Querwände liegen etwa in der halben Höhe der Eizelle; in dem Maasse als nun letztere wächst, strecken sich die fünf unteren zu langen Schläuchen, die anfangs gerade, später sich schraubig um die Eizelle winden. Die fünf oberen bilden das Krönchen, welches eine Strecke weit über den Scheitel der Eizelle emporgehoben wird. Zwischen dem Krönchen und dem Scheitel der Eizelle wachsen die Hüllschläuche nach innen und in die Breite, so dass sie zusammen über der Scheitelpapille der Eizelle ein dickes, nur in der Mitte offenes Diaphragma bilden, durch welches ein enger unter dem Krönchen liegender und ein noch engerer über der Eizelle liegender Raum getrennt wird. Die Zellen des Krönchens bilden über dem oberen Raume eine geschlossene Decke, der obere und untere Raum stehen durch die enge Oeffnung im Diaphragma in Verbindung. Aehnliches findet De Bary auch bei Nitella. — Sobald die Eiknospe ihre definitive Grösse erreicht, wird der kleine Raum über dem Diaphragma erhöht und geräumiger, indem die Schläuche zwischen letzterem und dem Krönchen sich verlängern, dieses erst später zuwachsende Stück der Hülle nennt De Bary den Hals; an diesem weichen nun die fünf Schläuche seitlich aus einander, unterhalb des Krönchens und oberhalb des Diaphragmas fünf Spalten bildend. Durch diese letzteren dringen nun die Spermatozoiden zahlreich in den Scheitelraum ein, der von einem hyalinen Schleim erfüllt ist; dass eines oder einige von hier aus in die Eizelle selbst gelangen, ist um so weniger zweifelhaft, als die Papille derselben um diese Zeit von einer sehr erweichten oder gar keiner Zellhaut bekleidet ist, wie das Hervortreten des Inhalts in den Scheitelraum bei leichtem Drucke zeigt. Es ist somit der Nachweis geliefert, dass die Scheitelzelle der Eiknospe wirklich die Eizelle der Characeen ist.

A. Braun's Beschreibung des morphologischen Orts der Eiknospe von Chara wird durch unsere Fig. 210 *A* vollkommen bestätigt. Zur Orientirung sei vorher gesagt, dass diese das untere Stück eines jungen, fertilen Blattes von Chara fragilis nebst dem angrenzenden Stengelstück und einer Axillarknospe im Längsschnitt darstellt; *m* ist die halbe Knotenzelle

von hinten her absterben. Dadurch werden auch die Zweige schliesslich zu sell ständigen Pflanzen; diess, sowie die Vermehrung durch Brutkörner, Ausläufe abfallende Zweigknospen, die Umwandlung der Haare in Vorkeime (bei Laul moosen) u. s. w. trägt nicht nur dazu bei, die Zahl der Individuen auf ung schlechtlichem Wege ausserordentlich zu vermehren, sondern es ist auch d nächste Ursache des geselligen Wuchses dieser Pflanzen; zumal viele Laubmoos selbst solche, die nur selten sich befruchten, können auf diese Weise dichte ur über weite Landstrecken hin ausgedehnte Rasen bilden (Sphagnum, Hypnur Mnium u. a,).

Die Geschlechtsorgane sind Antheridien und Archegonien; das fertige Anth ridium ist ein kurz oder lang gestielter Körper von sphärischer, ellipsoidisch oder keulenförmiger Gestalt, dessen äussere Zellschicht eine sackartige Wandun bildet, während die darin enthaltenen kleinen und sehr zahlreichen, dicht ge drängten Zellen je ein Spermatozoid entwickeln; durch Zerreissung der Anthe ridiumwand am Scheitel werden die Spermatozoiden frei; sie sind schraubig ge wundene Fäden mit dickerem Hinterende und fein zugespitztem Vorderende, a letzterem sitzen 2 feine lange Cilien, deren Schwingungen die Bewegung de Spermatozoiden vermitteln. — Die weiblichen Organe, die man seit Bischoff Archegonien nennt, sind im befruchtungsfähigen Zustand flaschenförmig, auf schmaler Basis ausgebaucht und oben in einen langen Hals auslaufend. Das Gewebe der Bauchwand umschliesst die Centralzelle, deren Protoplasmakörper, sich contrahirend und abrundend, die Eizelle darstellt; oberhalb derselben beginnt eine Reihe von Zellen, welche den Hals in axiler Lage durchsetzt und sich bis unter die am Scheitel desselben liegenden Deckzellen fortsetzt. Die Zellen dieser axilen Reihe werden vor der Befruchtung desorganisirt, in Schleim verwandelt, der endlich hervorquellend die vier Deckzellen des Halses aus einander drängt: so entsteht ein offener Kanal, der bis zur Eizelle hinabführt und den Spermatozoiden das Eintreten in diese gestattet. Jene verschleimende axile Zellreihe, die sich auch im Archegonium der Farne noch findet, bei den Rhizocarpeen und Lycopodiaceen aber auf eine einzige radimentäre Zelle reducirt ist, kann ihrer Function gemäss als die Canalreihe bezeichnet werden, während bei den letztgenannten Classen nur eine Canalzelle vorhanden ist.

Von hervorragender Bedeutung ist die grosse Verschiedenheit des Ursprungs der Geschlechtsorgane der Muscineen; abgesehen von den frondosen Formen der Lebermoose, wo sie aus Oberflächenzellen des Thallus oder des thallusähnlichen niederliegenden Stammes hinter dem fortwachsenden Scheitel oder auf besonderen metamorphosirten Zweigen (wie bei den Marchantieen) entstehen, können bei den blättertragenden Jungermannieen sowohl, wie bei den Laubmoosen nicht nur die Antheridien, sondern auch die Archegonien aus der Scheitelzelle des Sprosses hervorgehen oder aus Segmenten derselben sich bilden; sie können in diesem Falle an Stelle der Blätter, oder von Seitensprossen oder selbst von Haaren stehen; so erscheinen die Antheridien als metamorphosirte Trichome in den Blattaxeln von Radula, als metamorphosirte Sprossen bei Sphagnum, als Scheitelgebilde und zugleich als metamorphosirte Blätter bei Fontinalis; ebenso entsteht das erste Archegonium fertiler Sprosse von Andreaea und Radula aus der Scheitelzelle, die späteren aus den letzten Segmenten derselben, und ebenso ist es wahrscheinlich bei Sphagnum.

Antheridien und Archegonien werden gewöhnlich in grösserer Zahl, dicht neben einander erzeugt, bei den frondosen Formen der Lebermoose meist von späteren Auswüchsen des Thallus umhüllt; bei den blättertragenden Jungermannien und Laubmoosen werden mehrere Archegonien gewöhnlich von einer aus Blättern gebildeten Hülle umstanden, die man Perichaetium nennt; bei den Laubmoosen wird meist auch eine männliche Blüthe (zuweilen eine gemischte) auf diese Weise gebildet, während die Antheridien der Jungermannien und Sphagnen vereinzelt stehen. Häufig, zumal bei den blättertragenden Formen bilden sich in der männlichen und weiblichen Blüthe neben den Geschlechtsorganen Paraphysen, gegliederte Fäden oder blattähnliche schmale Zellflächen. Ausser den genannten Umhüllungen ist bei den Lebermoosen (nicht bei den Laubmoosen) oft noch ein sogen. Perianthium vorhanden, welches neben der Basis der Archegonien als Ringwall heranwächst und sie schliesslich als offener Sack umgiebt.

Die ungeschlechtliche Generation, das Sporogonium, entsteht, aus der befruchteten Eizelle im Archegonium; unter wiederholten Zelltheilungen wird es zunächst in einen ovoidischen Embryo umgebildet, der an seinem dem Archegoniumhals zugewendeten Pol, dem Scheitel, fortwächst. Die endliche Form desselben ist bei den verschiedenen Abtheilungen sehr verschieden; auf der niedrigsten Stufe (bei Riccia) ist es eine Kugel, deren äussere Zellschicht die Wandung darstellt, während sämmtliche innere Zellen Sporen bilden. In allen übrigen Fällen differenzirt sich das Sporogonium äusserlich in einen dünnen Stiel, der sich in den Grund des Archegoniums, selbst in das unterliegende Gewebe eindrängt, und in eine dem Archegoniumhals zugekehrte Kapsel, in der die Sporen entstehen; neben letzteren werden bei den meisten Lebermoosen noch lange, mit Schraubenbändern verdickte Zellen, die Schleudern (Elateres) erzeugt; die innere Differenzirung des Sporenbehälters ist übrigens eine sehr verschiedene und erreicht zumal bei den Laubmoosen einen sehr hohen Grad.

Während das Sporogonium sich ausbildet, wächst auch der Bauch des Archegoniums noch fort; unter reichlicher Vermehrung seiner Zellen erweitert er sich, das junge Sporogonium umschliessend; in diesem Zustand wird er als Calyptra bezeichnet. Das Verhalten derselben ist für die grösseren Gruppen sehr charakteristisch; bei den niedersten Lebermoosen (Riccien) bleibt das Sporogonium für immer in der Calyptra eingeschlossen, bei den höheren Lebermoosen tritt es erst nach erfolgter Sporenreife hervor, indem sein Stiel sich plötzlich streckt und die Kapsel aus der zerrissenen Calyptra zum Zweck der Sporenaussaat hervortritt; jene umgiebt die Basis des Sporogoniumstiels als kelchartiges häutiges Gebilde; bei den typischen Laubmoosen dagegen nimmt das junge Sporogonium zunächst die Form eines sich sehr verlängernden spindelförmigen Körpers an, der noch vor der Ausbildung der Kapsel an seinem oberen Ende die Calyptra mit seinem Scheitel emporstösst, sie löst sich an ihrer Basis ab und wird unter verschiedener Form von dem jungen Sporogonium emporgehoben; der Fuss des letzteren drängt sich tief in das Gewebe des Stammes hinab, von dem er scheidenartig umwachsen wird (Vaginula).

Die Sporen der Muscineen entstehen zu je vier nach angedeuteter Zweitheilung durch Viertheilung von Mutterzellen, die vorher unter sich und mit den umgebenden Zellschichten gewebeartig verbunden waren, sich aber noch vor der Sporenbildung isolirten; die Zahl der Mutterzellen und der Ort ihrer Entstehung

Bei der Mehrzahl der Familien und Gattungen ist der Vegetationskörper ein breite, flache oder krause Gewebeplatte von einigen Millimetern bis mehrere Centimetern Länge und zwar entweder ein echter Thallus ohne alle Blattbildung wie bei Anthoceros, Metzgeria, Aneura, oder es treten auf der gleichzeitig Wurzelhaare producirenden Schattenseite (Bauchseite) lamellenförmige Auswüchse hervor die man als Blätter betrachten kann. Um einen gemeinsamen Ausdruck für dies im Habitus höchst ähnlichen Formen zu haben, mögen sie als die frondose zusammengefasst werden im Gegensatz zu den in der Familie der Jungermanniee vorkommenden foliosen Lebermoosen, deren Vegetationskörper aus einem dünne fadenförmigen Stämmchen besteht, das scharf abgegliederte Blätter trägt (Jungermannia, Radula, Mastigobryum, Frullania, Lophocolea u. a.). Zwischen de frondosen und foliosen Formen dieser Familie finden sich solche, welche verschieden abgestufte Uebergangsbildungen darstellen (Fossombronia, Blasia).

Die Blätter aller Lebermoose sind einfache Zellflächen, denen selbst der bei den Laubmoosblättern gewöhnliche, Mittelnerv immer fehlt.

Bei den meisten frondosen Formen liegt die fortbildende Scheitelregion (Fig. 211. *s*) jedes Sprosses in einer vorderen Einbuchtung, die durch da raschere Längen- und Breitenwachsthum der rechts und links aus den Segmenten der Scheitelzelle hervorgehen den Gewebezellen erzeugt wird während die hinter der Scheitelzelle in der Mittellinie des Sprosses liegenden Gewebemassen langsamer in die Länge wachsen. Innerhalb dieser Einbuchtung findet auch die Endverzweigung der Sporen statt; aus jüngsten Segmenten der Scheitelzelle entstehen die Zweiganlagen, die vermöge ihrer Stellung in der Bucht und ihres kräftigen Wuchses den Scheitel des Hauptsprosses beiseite drängen und mit diesem zusammen eine Gabelung (Dichotomie) bilden. Auch in dem Winkel zwischen den beiden

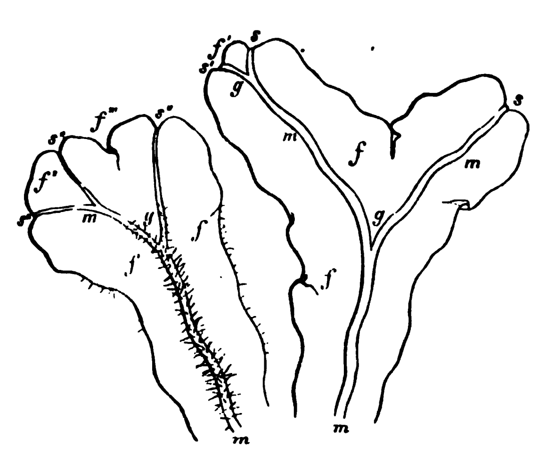


Fig. 211. Metzgeria furcata (etwa 10mal vergr.), rechts von der Oberseite, links von unten gesehen. *m* der Mittelnerv, *s*, *s'*, *s"* die Scheitelregion; *ff* flügelförmige, einschichtige Ausbreitung, *f'*, *f"*, *f'''* Entwickelung derselben bei der Verzweigung.

Gabelsporen drängt sich das Dauergewebe rascher wachsend hervor und bildet, so lange die beiden Gabelsprosse noch sehr kurz sind, eine deren Scheitelregionen überragende und trennende Ausbuchtung (Fig. 211 *f'*, *f"*), die jedoch, wenn die Gabelsprosse länger werden, von diesen überholt wird und nun als einspringender Rand der älteren Gabelung erscheint (*f*). — Der fadenförmige Stengel der foliosen Jungermannien dagegen endigt in einer Knospe als mehr oder minder vorspringender Vegetationskegel, mit stark ausgewölbter Scheitelzelle. Auch hier entspringen die Seitenzweige aus einzelnen Mutterzellen, die aber nicht in den jüngsten Segmenten schon angelegt werden und bereits hinter dem Scheitel liegen; die Verzweigung ist daher schon der ersten Anlage nach entschieden monopodial.

Ueber die Form der Scheitelzelle, die bald zwei, bald drei, bald vier Segmentreihen bildet, sowie über die Anlage der Blätter und Seitensprosse wird bei den einzelnen Abtheilungen noch berichtet werden, da hier nach den Untersuchungen Leitgeb's von Gattung zu Gattung grosse morphologische Verschiedenheiten auftreten. Aus demselben Grunde lässt sich ausser dem oben Gesagten kaum etwas Allgemeines über den Habitus und die anatomische Beschaffenheit des Vegetationskörpers aussagen und ist damit darüber auf die Characteristik der einzelnen Familien zu verweisen.

Die ungeschlechtliche Propagation der Lebermoose wird oft durch das Absterben des Kerns oder des Stammes von hinten her bewirkt, indem dadurch die Sprossen ihren Zusammenhang verlieren und selbständig werden; Adventivsprosse, aus Zellen älterer Randpartieen bei den frondosen Formen entstehend, lösen sich in ähnlicher Weise ab. — Häufig vorkommend und sehr characteristisch ist die Propagation durch Brutknospen: nicht selten lösen sich einfach zahlreiche Zellen des Blattrandes folioser Jungermannien (z. B. bei Madotheca) als Brutkörner ab; bei Blasia dagegen, sowie bei Marchantia und Lunularia bilden sich



Fig. 212. Marchantia polymorpha, wenig vergrössert. *A*, *B* junge Sprossen, *C* die zwei aus einer Brutknospe entstehenden Sprosse mit Brutknospenbehältern; *v v* die eingebuchtete Scheitelregion; *D* ein Stück Epidermis von oben gesehen, *sp* Spaltöffnungen auf den rhombischen Feldern (stärker vergr.).

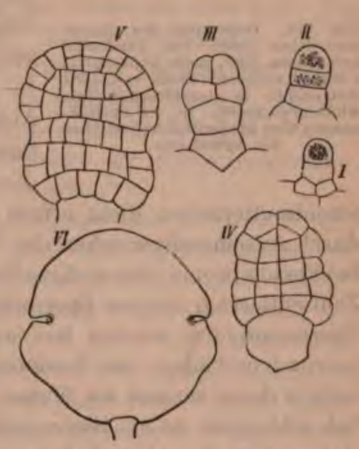


Fig. 213. Entwickelung der Brutknospen von Marchantia.

auf der Oberseite (Lichtseite) der flachen Sprosse besondere Behälter, welche bei Blasia flaschenförmig, bei Marchantia breit becherförmig, bei Lunularia nur hinten von einem Gewebeauswuchs eingezäunt mondsichelförmig sind. Aus dem Grunde dieser Behälter (vergl. Fig. 212, 213) sprossen Haarpapillen hervor, deren Scheitelzelle sich zu einem Gewebekörper von beträchtlichem Umfang umformt, der die Brutknospe darstellt. Aus den beiden, rechts und links am Rande der linsenförmigen Brutknospe (Fig. 213 VI) liegenden Einbuchtungen entspringen die ersten flachen Sprosse (Fig. 212 *B*, *C*), wenn jene aus dem Behälter ausgefallen auf feuchtem Boden liegend vom Licht getroffen wird.

Die Geschlechtsorgane bilden sich bei den frondosen Formen auf der Lichtseite (Oberseite); bei Anthoceros im Thallusgewebe selbst (endogen), bei den anderen Frondosen aus papillös hervortretenden Zellen von bestimmtem Ur–

sprung bezüglich der Segmente der Scheitelzelle. Bei den Marchantien bild sich besonders geformte, aufrecht über den flachen liegenden Stamm empo strebende Sprosse von ganz eigenthümlicher Form, welche die Antheridien auf d Oberseite, die Archegonien auf der Unterseite erzeugen und so diöcisch od monöcisch vertheilte Inflorescenzen darstellen. Allgemein ist bei den Frondos die Neigung, die Geschlechtsorgane durch Uebe wallungen des umliegenden Gewebes in Höhlen ei zusenken, die sich oft nur durch ein enges Osti lum nach aussen öffnen, wofür Fig. 214 als Beispi dienen mag.

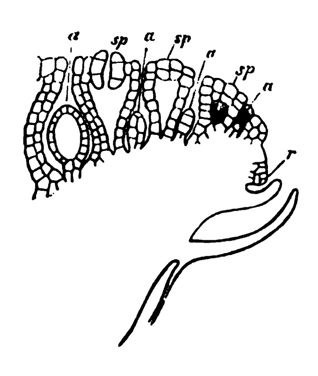


Fig. 214. Vorderrand des jungen männlichen Hutes von Marchantia polymorpha (300, nach Hofmeister); *r* der fortwachsende Rand, *a*, *a*, *a* die Antheridien in verschiedenen Entwickelungsgraden; *sp* die Spaltöffnungen über den Lufthöhlen zwischen den Antheridien.

Bei den foliosen Jungermannien ist der Ursprui der Antheridien und Archegonien sehr mannigfalti und auch bei ihnen werden diese in verschieden Weise umhüllt, worüber bei der Familiencharact ristik weiteres nachzusehen ist.

Das Antheridium besteht im fertigen Zustan aus einem Stiel und dem kugeligen oder ellipsoidi schen Körper; jener ist bei den in das Gewebe ein gesenkten gewöhnlich kurz, bei den freien lang, au 1—4 Zellreihen zusammengesetzt. Der Körper de Antheridiums besteht aus einer einschichtigen Wan dung chlorophyllhaltiger Zellen; der ganze vo dieser umschlossene Raum ist von den Sperma tozoidmutterzellen dicht erfüllt; die Entleerung findet bei Zutritt von Wasse durch Auseinanderweichen der Wandungszellen am Scheitel statt, zuweilen, wi bei Fossombronia, fallen diese Zellen sogar aus einander. Die ruckweise in grosse Zahl entleerten kleinen Spermatozoidmutterzellen vereinzeln sich in Wasser, di Spermatozoiden werden frei und erscheinen als dünne, 1—3 mal schraubi gewundene Fäden, am Vorderende mit zwei langen sehr feinen Cilien versehen mittels deren sie sich im Wasser rotirend und schwimmend bewegen. Gewöhn lich schleppen sie am Hinterende ein kleines zartes Bläschen nach, dessen Ent stehung Strasburger auf die centrale Vacuole im Protoplasma der Mutterzelle zu rückführt, in deren Umfang sich das Spermatozoid gebildet hat.

Die Zelltheilungsfolge bei der Entstehung der Antheridien zeigt nach de Angaben der Beobachter beträchtliche Verschiedenheiten bei den verschiedene Gattungen; jedoch stimmen sie darin überein, dass die Anlage der Antheridium immer in einer papillenförmigen Auswölbung einer Zelle besteht, die durch ein Querwand abgetrennt wird. Diese abgegrenzte Papille theilt sich abermals i eine untere und eine obere Zelle, von denen jene den Stiel, diese den Körper d Antheridiums (Wandschicht und Spermatozoiden) erzeugt.

Auch über die Zelltheilungsfolge bei der Bildung der Archegonien bestehe noch einzelne Zweifel, da die Angaben Leitgeb's für Radula mit denen Kny's un Strasburger's für Riccia und Marchantia nicht genau übereinstimmen; Uebereir stimmung wäre aber deshalb zu erwarten, weil andererseits Leitgeb's Entwick lungsgeschichte der Archegonien von Radula sogar mit der von Kühn und Schu bei Laubmoosen studirten übereinkommt. Gewiss ist, dass das Archegoniu

gleich dem Antheridium zunächst als einfache Papille hervortritt, die bei dem ersten Archegonium einer Inflorescenz von Radula sogar die Scheitelzelle des Sprosses selber ist. Diese Papille wird durch eine Querwand abgetrennt, durch eine zweite solche in zwei Zellen getheilt, deren untere den Stiel, deren obere den Bauch und Hals des Archegoniums erzeugt. Durch Quer- und Längstheilungen wird die Stielzelle in den mehrreihigen Stiel umgewandelt. In der oberen Zelle entstehen bei Radula nach Leitgeb drei (nach Kny und Strasburger bei Riccia und Marchantia vier) etwas schiefe Längswände, durch welche drei äussere Zellen entstehen, die ihrerseits eine sie überragende innere axile Zelle umschliesssen; durch eine Querwand wird diese letztere in eine untere und eine obere Zelle zerlegt (vergl. Fig. 234 *B*). Die untere ist die Centralzelle des Archegoniums; die obere theilt sich später kreuzweise und bildet die scheitelständigen Deckzellen des Halses. Während nun die drei (resp. vier) ursprünglichen Bauchwandzellen durch Quer- und später auch Längstheilungen die Wandung des Archegoniumbauches und Halses erzeugen, wobei das Ganze an Höhe und Umfang zunimmt, theilt sich die Centralzelle in eine untere und obere; jene erzeugt durch Contraction und Abrundung ihres Protoplasmakörpers die Eizelle; die obere verlängert sich innerhalb des fortwachsenden Halses und bildet die axile Reihe der Canalzellen, durch deren Verschleimung endlich der Halscanal entsteht.

2) Die zweite Generation, das Sporogonium, entsteht und bildet sich vollständig aus innerhalb des fortwachsenden Archegoniumbauches, der von nun an den Namen Calyptra führt. Das Sporogonium verwächst an keiner Stelle mit dem es umgebenden Gewebe des Vegetationskörpers der ersten Generation, selbst dann nicht, wenn sich der Stiel in dasselbe eindrängt.

Die äussere Form und innere Gliederung des Sporogoniums ist je nach den Gruppen sehr verschieden; bei den Anthoceroten ist es im fertigen Zustande eine langgezogene, aus dem Thallus hervorragende, zweiklappig aufspringende Schote, bei den Riccien eine dünnwandige Kugel, ganz mit Sporen erfüllt und sammt der Calyptra dem Thallus eingesenkt, bei den Marchantieen ist es eine kurzgestielte Kugel, die neben Sporen noch Elateren umschliesst und sich unregelmässig zerreissend oder durch einen Ringschnitt mit einem abfallenden Deckel öffnet, nachdem es die Calyptra durchbrochen hat; bei den Jungermannien reift es ebenfalls innerhalb der Calyptra, durchbricht diese aber und erscheint nun als Kugel auf langem zartem Stiel; der Behälter besteht hier wie bei den Marchantieen und Riccien im reifen Zustand aus einer Zellenschicht, zerreisst aber in vier kreuzförmig gestellte Lappen, an denen die Elateren hängen bleiben. Diese sind hier wie bei den Marchantieen lange, spindelförmige Zellen, deren zarte, farblose Hautschicht innen 1—3 braune Schraubenbänder als Verdickungen trägt.

Die Anlage des Sporogoniums wird ebenfalls auf verschiedene Weise gebildet; jederzeit wird die befruchtete Eizelle im Archegonium zuerst in zwei Zellen ge-lt, deren obere, dem Hals zugekehrte die fortwachsende Scheitelzelle dar-lt; diese aber theilt sich in ganz verschiedener Weise bei den verschiedenen ppen; bei Anthoceros durch schiefe, nach 4 Richtungen hin geneigte Wände, den Marchantieen und Riccieen durch wechselnd nach 2 Richtungen geneigte nde, während die Sporogoniumanlage der Jungermannieen schon in frühester und 4 wie Kugeloctanten neben einander liegende Scheitelzellen erhält, die gleichzeitig durch horizontale Querwände theilen. — Wenn auf diese Weise

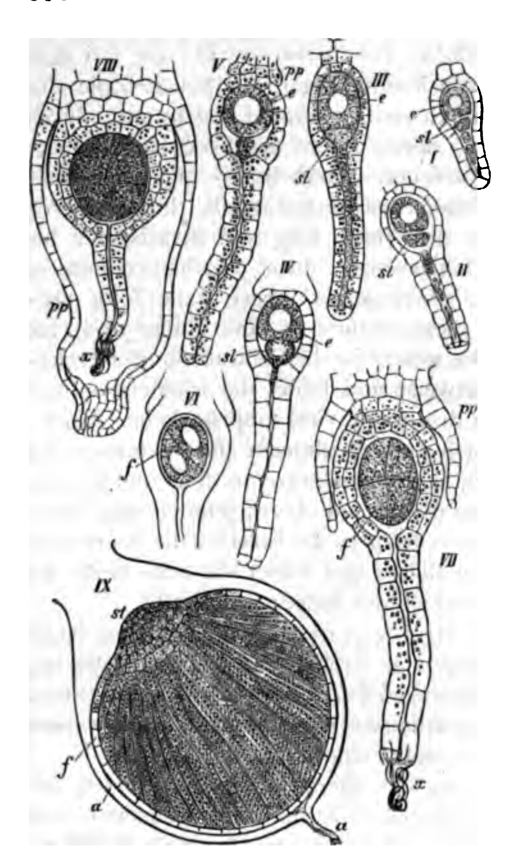


Fig. 216. Spätere Entwickelungszustände der Archegonien und Entstehung des Sporogoniums von Marchantia polymorpha (*I—VIII* 300mal, *IX* etwa 30mal vergr.). *I* und *II* junge Archegonien, *III*, *IV* nach Auflösung der axilen Zellenreihe des Halses; *V* eben zur Befruchtung bereit; *VI—VIII* nach der Befruchtung die Mündungszellen des Halses *x* erschlafft, der Embryo des Sporangiums *f* zeigt die ersten Theilungen; in diesen Figuren ist *sl* die unterste zuletzt verschleimende Zelle des axilen Stranges im Halse; *c* in *I—IV* die Centralzelle, *e* in *V* die unbefruchtete Eizelle; *pp* in *V—VII* das sich entwickelnde Perianthium. — *IX* das unreife Sporogonium in dem zur Calyptra ausgewachsenen Archegoniumbauch; *a* Hals des letzteren; *f* Wandung der Sporenkapsel, *st* deren Stiel; im Innern der Sporenkapsel sind die langen, strahlig angeordneten Fasern die jungen Elateren, dazwischen die Sporen.

das junge Sporogonium se stimmte Höhe erreicht hat, schon vorher, finden in d menten der Scheitelzelle za verschiedene Theilungen sta durch der Aufbau vollende die Wandung des Sporenb differenzirt sich von dem Gewebe, aus welchem die mutterzellen hervorgehen werden Schleudern gebildet, stehen diese aus demselben (indem die betreffenden Zelle aufhören sich querzutheilen lang bleiben, während d schenliegenden sich abrun Sporenmutterzellen ergebe meister).

Auch die Art der Vier der letzteren ist verschiede Mutterzellen von Anthocero erst 2, nach der Auflösung Kerne (neben dem primärer die sich tetraëdrisch ordne aussen nach innen fortsch treten die Theilungswände a durch die kugelige Mutter 4 tetraëdrisch gestellte Spor fällt; bei Pellia und Frulla gegen beginnt die Theilu Mutterzellen durch 4 tetr geordnete Aussackungen de wodurch sie eine vierlappig erhält; durch Abschnürung z endlich die 4 Lappen, dere einen Kern enthält, und ebenso viele Sporen; bei theilen sich diese unmittelbar darauf mehrmals und bilden somit die Anl Keimpflanze.

Die Lebermoose werden gewöhnlich in fünf Familien eingetheilt, nämlich:

1) Anthoceroten,
2) Riccieen,
3) Monocleen,
4) Marchantieen,
5) Jungermannieen,

von denen die ersten vier nur frondose Formen, die fünfte frondose und foliose G umfasst.

4) **Anthoceroten.** Die bei uns im Sommer auf lehmigem Boden wachsenden Anthoceros laevis und punctatus entwickeln einen völlig blattlosen, bandartig flachen Thallus, dessen ziemlich unregelmässig ausgebildete Verzweigungen eine Kreisscheibe darstellen; die Regelmässigkeit der (dichotomischen) Verzweigung wird zumal durch Adventivsprosse gestört, welche aus dem Thallusrande, bei A. punctatus sogar aus der Oberfläche hervortreten. Der Thallus ist mehrschichtig und die in den vorderen Einbuchtungen liegenden Scheitelzellen der Zweige theilen sich durch wechselnd auf- und abwärts geneigte Wände (Fig. 216 *C*). In den Thalluszellen, deren obere Schicht sich nicht als Epidermis differenzirt,

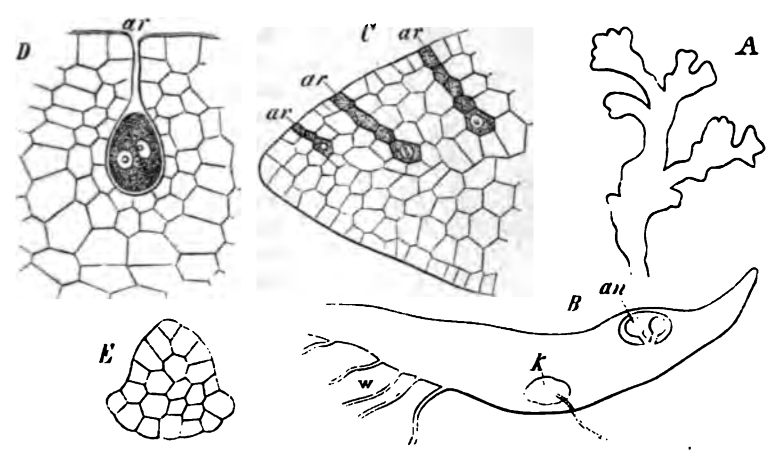


Fig. 216. Anthoceros laevis nach Hofmeister; *A* ein verzweigter Thallus; *B* Längsschnitt eines Sprosses (40mal) vergr.). *an* Antheridien unter der Deckzellenschicht. — *C* Längsschnitt durch den Scheiteltheil eines Sprosses, *ar* Archegoniumanlagen (500); *D*, *ar* befruchtetes Archegonium im Längsschnitt eines Sprosses, mit zweizelligem Embryo. — *E* mehrzelliger Embryo des Sporangiums. — *K* in *B* eine im Gewebe des Thallus angesiedelte Nostoccolonie.

bildet sich nur ein Chlorophyllkörper, der den Zellkern umgiebt. Auf der Unterseite des Thallus entstehen dicht hinter dem fortwachsenden Rande nach Janczewski Spaltöffnungen, durch welche nicht selten Nostocfäden eindringen, um im Gewebe rundliche Knäuel zu bilden, die früher für endogene Brutknospen gehalten wurden. — Die Antheridien und Archegonien entstehen anscheinend regellos auf der Oberseite des Thallus, beide im Innern desselben. Die Anlage der Antheridien wird eingeleitet dadurch, dass sich eine kreisförmige Gruppe von Zellen der Aussenschicht abhebt, es entsteht ein breiter Intercellularraum, von dessen unteren Grenzzellen nach einigen senkrechten Theilungen sich mehrere papillös erheben und die Antheridien bilden, deren Lage durch Fig. 216 *an*, deren Bildungsweise durch Fig. 215 veranschaulicht ist; erst wenn die Chlorophyllkörnchen in den Antheridienwandungen sich gelb färben und ihre Spermatozoiden reif sind, zerreisst die Decke der Höhlung, die Antheridien entlassen, an der Spitze sich öffnend, ihren Inhalt. — Noch abweichender von allen Lebermoosen entstehen die Archegonien (Fig. 216 *C*, *ar*); eine von aussen nach innen ragende Zellreihe, hervorgegangen aus den Theilungen eines oberen Segments der Scheitelzelle des Sprosses, füllt sich mit Protoplasma, die unterste Zelle dieser Reihe schwillt an und wird zur Centralzelle des Archegoniums; während diese heranwächst und sich rundet, lösen sich die anderen Zellen der Reihe auf, es entsteht so der in's Innere führende Halscanal (*ar* Fig. 216 *D*), umgeben von sechs Zellreihen. Nach der Befruchtung wird die Eizelle zuerst durch eine schiefe Wand getheilt, in der oberen der beiden Zellen, die zur Scheitelzelle wird, treten noch einige alternirend rechts und links geneigte Wände auf; sodann aber treten die letzteren nach vier Richtungen hin alternirend auf. Während sich nun die Anlage des Sporogoniums zu einem vielzelligen unten verbreiterten Körper umgestaltet (Fig. 216 *E*), wächst das umgebende Gewebe des Thallus unter zahlreichen

Theilungen zu einem aufwärts emporgewölbten Involucrum heran, welches später von de sich verlängernden Sporogonium durchbrochen wird; dieses, bisher aus homogenem Gewebe bestehend, differenzirt sic nun; es wird die aus 12—16 Zel reihen bestehende cylindrische Mi telsäule angelegt, deren Zellen ax gestreckt sind, während die d umgebenden Schicht durch hor zontale Wände sich theilen und di Mutterzellen die Sporen und Schleu dern bilden; die äusseren 4—5 Zell schichten stellen die Wandung de künftigen Schote her. Diejenige Zellen der das Säulchen umgeben den Schicht, welche zu Schleuderr werden sollen, erfahren noch eine bis mehrere senkrechte Theilungen; die Schleudern sind hier querliegende Zellreihen, in denen sich keine Schraubenbänder bilden, die zwischen ihnen liegenden Zellen runden sich ab, isoliren sich von der Spitze des Behälters basipetal fortschreitend, und nachdem sie sich noch vergrössert haben, beginnt die bereits oben erwähnte Viertheilung, aus welcher die tetraëdrischen Sporen hervorgehen. Das Sporogonium streckt sich, bildet einen etwa 15—20 Mill. hohen Stift, dessen braune Wandung von oben nach unten fortschreitend in zwei Klappen aufspringt.

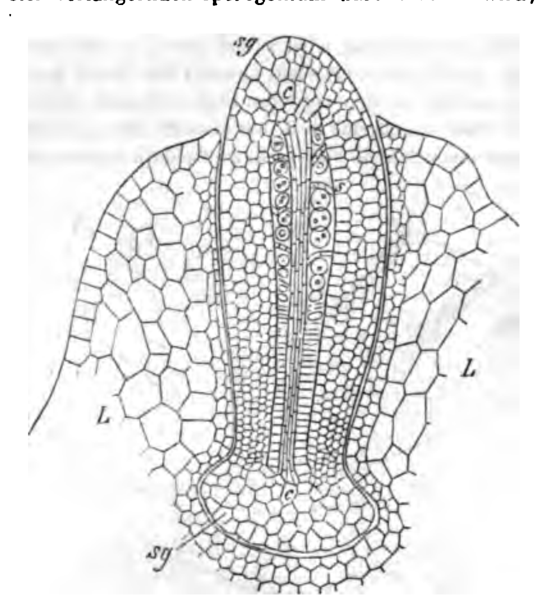


Fig. 217. Das junge Sporogonium *sg* von Anthoceros laevis, *L* das Involucrum; nach Hofmeister (150).

2) Die Abtheilung Monocleae scheint nach den Angaben der Synopsis hep. Uebergangsformen von den Anthoceroten zu den Jungermannieen zu enthalten; das lange Sporogonium hat longitudinale Dehiscenz, keine Columella, die erste Generation ist entweder thallös oder folios.

3. Die Riccien bilden einen flachen, schwimmenden, oder auf der Erde angewurzelten, dichotomisch verzweigten thallusähnlichen Stamm, dessen Scheitelzellen nach Kny zu mehreren neben einander in der vorderen Einbuchtung der Zweige liegen, durch auf- und abwärts geneigte Wände segmentirt, durch senkrechte Längswände vervielfältigt werden[1]). Auf der Oberseite wird eine deutliche Epidermis, aber ohne Spaltöffnungen, differenzirt, unter welcher das oft mit Luftlücken versehene grüne Gewebe liegt, das aus den oberen Segmenten der

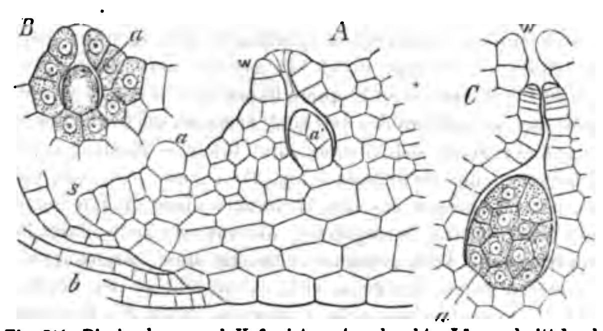


Fig. 218. Riccia glauca nach Hofmeister; *A* senkrechter Längsschnitt durch die Scheitelregion; *s* Scheitel, *b* Blätter, *a* junges Antheridium, *a'* älteres bereits mit dem Ueberwallungswulst *w* umgeben (500); *B* eine Antheridiumanlage *a* bereits überwallt; *C* junges Antheridium *a* im Längsschnitt (300).

1) In einer brieflichen Mittheilung über das Scheitelwachsthum von Blasia, wo Leitgeb den Beweis führt, dass diese Jungermanniee nur eine, aber vierseitige Scheitelzelle besitzt,

Scheitelzellen hervorgeht; die Unterseite ist mit einer Längsreihe quergestellter Lamellen besetzt, die, aus den unteren Segmenten unmittelbar hervorgehend, als Blätter zu betrachten sind; später zerreissen sie der Länge nach und bilden zwei Reihen; zwischen ihnen entstehen zahlreiche Wurzelhaare mit nach innen vorspringenden zapfenartigen Verdickungen.

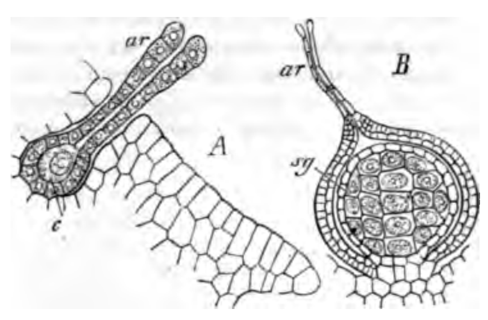


Fig. 219. Riccia glauca nach Hofmeister; *A* Scheitelregion im senkrechten Längsschnitt; *ar* Archegonium, *c* Centralzelle (560). — *B* das unreife Sporogonium *sg* von der Calyptra umgeben, die noch den Archegoniumhals *ar* trägt (300).

Die Archegonien und Antheridien entstehen auf der Oberseite aus papillenartig hervorwachsenden jungen Epidermiszellen und werden bei ihrer Ausbildung von dem umgebenden Gewebe überwallt (Fig. 218); über den sitzenden Antheridien bildet dieses Involucrum zuweilen einen hoch emporragenden Hals. Die Archegonien ragen zur Befruchtung noch über die Epidermis empor, werden dann überwallt und erzeugen aus ihrer Centralzelle das kugelige Sporogonium mit einschichtiger Wand und ganz mit Sporen, ohne Schleudern, erfüllt. Die Sporen werden durch Verwesung des umgebenden Gewebes frei.

4) Die Marchantieen haben sämmtlich einen auf der Erde flach ausgebreiteten thallusähnlichen Stamm; dieser ist bandartig, dichotomisch verzweigt, mit Mittelnerv, immer

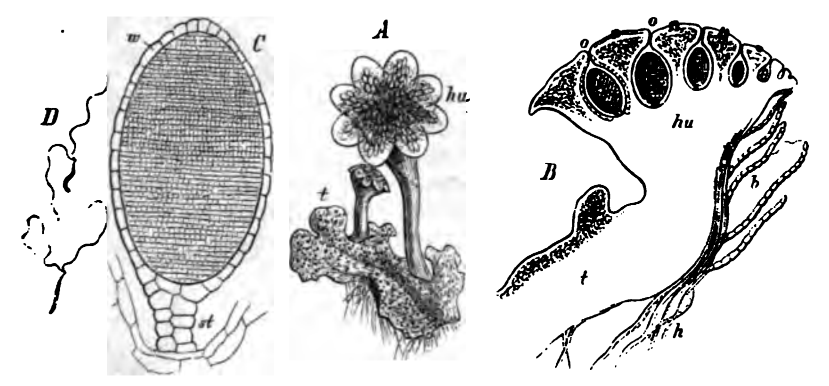


Fig. 220. Marchantia polymorpha: *A* ein horizontaler Zweig *t* mit zwei aufstrebenden Zweigen, welche Antheridienstände tragen (*hu*); *B* senkrechter Längsschnitt durch einen noch fortwachsenden Antheridienträger *hu* und den Theil des flachen Sprosses *t*, aus welchem er entspringt; *b b* Blätter, *h* Wurzelhaare in einer Bauchrinne des Antheridienträgers; *o o* die Oeffnungen der Höhlen, in denen die Antheridien *a* sitzen. — *C* ein beinahe reifes Antheridium, *st* dessen Stiel, *w* die Wandung. — *D* zwei Spermatozoiden, diese 800mal vergr.

mehrschichtig; die Unterseite bildet neben zahlreichen Haaren mit zapfenartigen, einwärts vorspringenden Verdickungen, die einer schraubigen Einschnürung des Haarschlauches aufsitzen, auch zwei Reihen blattähnlicher Lamellen, ähnlich wie die Riccien. Die Oberseite

---

fährt er fort: »Ich zweifle nicht, dass bei den Lebermoosen, die nach Kny eine Reihe von Scheitelzellen haben (Pellia, Riccia), auch nur eine vorhanden ist, die sich so wie bei Blasia theilt. Die Täuschung dürfte eben daher rühren, dass auch die seitenständigen Segmente die ersten Theilungen in derselben Weise wie die Scheitelzelle bei Bildung rücken- und bauchständiger Segmente ausführen. Man glaubt also in der That eine Reihe von Scheitelzellen vor sich zu haben.«

ist mit einer sehr scharf differenzirten Epidermis bedeckt, welche von grossen eigenthü lich geformten Spaltöffnungen durchbohrt ist; jede derselben steht bei Marchantia, Lun laria u. a. in der Mitte eines rhomboidalen Feldes; diese Felder sind Stellen der Epiderm welche grosse Luftlücken überwölben, aus deren Boden die chlorophyllhaltigen Zellen co fervenähnlich hervorsprossen, während das übrige Gewebe chlorophyllfrei ist und a langen, horizontalen, interstitienlosen Zellen besteht (vergl. p. 72, Fig. 64).

Die Geschlechtsorgane der Marchantieen bilden monöcische oder diöcische Inflore cenzen. Die Antheridien, obwohl aus oberflächlichen Zellen, ähnlich wie bei Riccia e



Fig. 221. Träger der weiblichen Inflorescenz von Marchantia polymorpha, von unten seitlich gesehen, etwa 6mal vergr.; *st* Stiel mit zwei Bauchrinnen; *sr* die strahligen Auswüchse des Trägers, *pc* die zwischen ihnen stehenden Hüllblätter (Perichaetium); *f* Sporogonien.

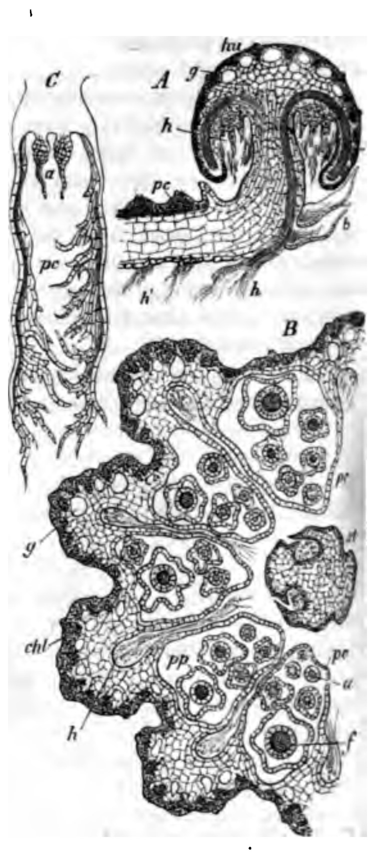


Fig. 222. Marchantia polymorpha. *A* senkrechter Längsschnitt durch einen weiblichen Hut *hu*; *b b* Blätt *h* Wurzelhaare, in seiner Bauchrinne, *g* grosse Zellen zwischen den Lufthöhlen der Oberseite. — *B* Grundri eines älteren Hutes (halb) und seines Stieles *st*; *chl* das chlorophyllhaltige Gewebe des Hutes, grosse hyali Zellen; *pc* die gemeinschaftlichen Hüllblätter (*pc* in Fig. 221), *a* unbefruchtete Archegonien, *p p* die Perianthi der befruchteten Archegonien. — *C* senkrechter Tangentialschnitt durch den Hut; *a* zwei Archegonien, *pc* g meinsame Hülle der Archegonien (Perichaetium).

stehend, sind der Oberseite des thallusähnlichen Stammes eingesenkt, von dem umgebend Gewebe überwallt, sie befinden sich zu mehreren oder sehr vielen dicht beisammen a Receptakeln, welche scheibenförmig oder schildförmig, sitzend oder gestielt und eigenthüm lich umgeformte Zweige sind. Die Archegonien sind nur bei den Tragionieen dem Scheit eines gewöhnlichen Sprosses eingefügt, bei den übrigen bilden sie sich auf einem metamor phosirten Zweige, der sich stielartig erhebt und seinen Gipfel in verschiedener Weise aus bildet. Ihm entspriessen die Archegonien nach unten oder auswärts gekehrt. Mit der se verschiedenen Form des Archegonien tragenden Theils geht eine ebenso mannigfaltige A

der Umhüllung der Archegonien durch Involucren oder Perianthien Hand in Hand. Da es nicht möglich ist, diese Verhältnisse in Kürze darzulegen, so mag die in dieser Hinsicht am vollkommensten ausgestattete Marchantia polymorpha als Beispiel dienen. Die Figurenerklärung wird hinreichen, wenigstens das Wesentlichste klar zu machen.

Die meist kurz gestielte Kapsel des Sporogoniums der Marchantieen enthält Schleuderzellen, die vom Grunde aus nach der Peripherie hin ausstrahlen (vergl Fig. 215 *IX*); sie zerreisst entweder am Scheitel mit zahlreichen Zähnen, zuweilen vierlappig, wie bei den Jungermannieen, oder es löst sich der obere Theil durch einen ringförmigen Riss als Deckel ab. Der eigenthümlichen Brutknospen und ihrer Behälter wurde schon oben gedacht.

5) Die Jungermannieen. In dieser Familie finden sich Formen, deren Vegetationskörper ein echter, blattloser flacher Thallus ist, wie Metzgeria, Aneura, neben Uebergangsformen, deren flacher, thallusartiger Stamm Unterblätter bildet (Diplolaena) oder deren Stamm, wie bei Blasia, in der Jugend von elliptischem Querschnitt, erst mit zunehmendem Alter blattartig breit wird und Ober- und Unterblätter erzeugt; an sie schliesst sich eine Gattung »mit wenig verbreitertem, aber doch immer noch auf der Oberseite stark abgeflachtem, nur Oberblätter tragendem Stengel«; die Mehrzahl der Gattungen aber, die foliosen Jungermannieen, bilden einen dünnen fadenförmigen Stengel mit zahlreichen, breit inserirten (sitzenden), aber scharf abgesetzten Blättern, die häufig nur in zwei rückenständigen Reihen (Oberblätter) auftreten (Radula, Jungermannia Species mit 2 Blattreihen, Lejeunia, Plagiochila); typisch aber sind drei Blattreihen vorhanden, indem ausser den beiden rückenständigen Blattreihen noch eine bauchständige auf der Schattenseite (Amphigastrien) sich ausbildet (Frullaria, Madotheca, Mastigobryum). Bei den peitschenförmigen Flagellenästen bleiben die Blätter sehr klein, sie können bis zum Unmerklichen schwinden.

Nicht nur bei den der Unterlage meist dicht angeschmiegten frondosen Formen macht sich die Bilateralität entschieden geltend, indem sie nur auf der Lichtseite (Rückenseite) Geschlechtsorgane, auf der Schattenseite, Bauchseite Wurzelhaare und Blätter bilden; auch bei den foliosen tritt die Bilateralität deutlich hervor, sei es, dass sie sich dem Substrat dicht anschmiegen oder sich schief aufsteigend über dieses frei erheben; diese Bilateralität macht sich nicht bloss in der Verschiedenheit der Blattbildung auf der Rücken- und Bauchseite, in der flächenförmigen Ausbreitung des Zweigsystems geltend, sondern ist wie bei den frondosen Formen auch hier schon durch das Wachsthum der Scheitelregion der Sprossenden bedingt; schon die Theilungen der Scheitelzelle und jüngsten Segmente zeigen die Bilateralität, die sich in der verschiedenen Organisation der Rücken- und Bauchseite, der (aber nicht symmetrischen) Uebereinstimmung der rechten und linken Seite des Sprosses ausspricht.

Ueber die Lage der Scheitelregion in der Tiefe einer vorderen Einbuchtung bei den frondosen Formen, sowie über die Endigung des fadenförmigen Stammes in der Blattknospe der foliosen Gattungen wurde schon oben berichtet. Die Form der Scheitelzelle und ihre Segmentirung bei dem Thallus von Metzgeria wurde p. 124 Fig. 99 ausführlich dargestellt; auch bei Aneura und Fossombronia ist sie zweischneidig. Bei Blasia dagegen ist sie nach Leitgeb vierseitig und bildet vier Segmentreihen, eine obere und untere und eine rechte und linke Reihe. »Am leichtesten lässt sich die Sache so darstellen, dass man eine zweischneidige Scheitelzelle annimmt, die durch wechselnd rücken- und bauchwärts geneigte Wände Segmente bildet, ausserdem aber werden auch seitenständige Segmente erzeugt, und aus diesen gehen die Blätter hervor, indem aus dem rückensichtigen Theil eines seitlichen Segments ein Oberblatt, aus einem mittleren Theil desselben eine Art Blattrohr, aus dem bauchsichtigen desselben Segments ein (öfter fehlschlagendes) Unterblatt sich bildet« (Leitgeb brieflich). Es wurde schon oben erwähnt, dass Leitgeb diese Art des Scheitelwachsthums auch für die Fälle (wie Pellia) annimmt, wo Kny eine Reihe von Scheitelzellen zu sehen glaubte.

Bei den Jungermannieen mit fadenförmigen, zweireihig oder dreireihig beblättertem Stamm endigt derselbe in eine dreiseitige Scheitelzelle, die in spiraliger Reihenfolge fort-

schreitend drei Reihen von Segmenten bildet, von denen zwei Reihen rückenständig u seitlich sind, während die dritte Reihe die Bauchseite des Stämmchens bildet. Die Haup wände der Segmente sind einander parallel, die Segmente selbst aber gradreihig, die Reih unter sich und mit der Wachsthumsaxe des Stammes parallel[1]. Bei den zweireihig bebla terten Arten entspringt jedem Segment der beiden seitlich rückenständigen Reihen ein Blat bei den dreiseitig beblätterten erzeugt ausserdem jedes Bauchsegment ein solches, da jedoch kleiner und einfacher geformt, auch quer inserirt ist, während die Insertion der Ober blätter schief zur Stammaxe ist, so dass je zwei derselben einen Winkel V mit ihren Inser tionslinien bilden. Vor dem Auswachsen eines seitlichen Segments zu einer Papille, aus der sic das Blatt bildet, theilt es sich durch eine Längswand in eine obere rückensichtige und ein untere bauchsichtige Hälfte, deren jede nun eine Blattpapille bildet; daher kommt es, das die Blätter der Jungermannieen gewissermassen halbirt oder zweilappig sind; gewöhnlich spricht sich diess bei einfacheren Blättern durch eine mehr oder minder tiefe Einbuchtung des vorderen Randes aus, aber selbst wenn die Blätter wie bei Trichocolea vieltheilig sind, lassen sich die beiden durch die Anlage gesonderten Hälften noch erkennen. Häufig ist der Unterlappen des Blattes kleiner, eigenthümlich geformt, umgeschlagen, ausgehöhlt.

Die Verzweigung am fortwachsenden Ende der Sprosse wurde für Metzgeria schon p. 124 Fig. 100 dargestellt, sie erfolgt nach Leitgeb ähnlich wie dort auch bei den andern frondosen mit zweischneidiger Scheitelzelle, nämlich bei Aneura und Fossombronia. Beson ders merkwürdig ist die von Leitgeb[2] aufgefundene sehr verschiedene Beziehung der Zweig bildung zu den Blättern. Bei Metzgeria und Aneura werden aus den Segmenten nur Zweig keine Blätter gebildet, bei Fossombronia erscheint der Seitenspross am Segment an Stelle eines ganzen Blattes; bei einer grossen Zahl von Jungermannieen mit fadenförmigem beblä tertem Stengel und dreiseitiger Scheitelzelle, dagegen entspringt der Seitenspross aus dem Segment an Stelle des unteren (bauchsichtigen) Lappens der Oberblätter, so dass also der Zweig als die Metamorphose einer Blatthälfte be trachtet werden kann. Zur Versinnlichung dieses merkwürdigen Verhaltens mag Fig. 223 dienen, wo die Scheitelansicht eines sich verzweigenden Sprosses schematisch dargestellt ist; *I, II ... VI* sind die Seg mente der Scheitelzelle *S* des Hauptsprosses, und zwar *II*, *V* Segmente der Bauchseite *I*, *III*, *IV*, *VI* Segmente der Rückenseite; die beiden Segmente *I* und *III* sind bereits durch je eine Längswand in eine rückensichtige und eine bauchsichtige Hälfte getheilt und in der letzteren hat sich durch Entstehung der Wände 1, 2, 3 bereits die Scheitelzelle *s* je eines Seitensprosses constituirt, während die rückensichtige Hälfte dieser Segmente zu je einem halben Oberblatt auswächst; die anderen nicht sprossbildenden Seg mente wachsen zu ganzen zweilappigen Blättern aus. So verhalten sich Frullania, Madotheca, Mastigobryum, Lepidozia, Jungermannia trichophylla, Trichocolea. — Ein dritter Typus der Verzweigung findet sich endlich bei Radula und Lejeunia, wo die Blattbildung durch die Verzweigung nicht gestört wird, indem die Zweige **hinter** den Blättern, an der Basis derselben aus denselben Seg menten entspringen.

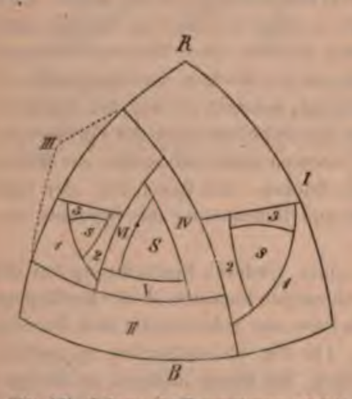


Fig. 223. Schema der Verzweigung solcher Jungermannieen, deren Seitensprosse an Stelle des Unterlappens der Oberblätter auftreten; nach Leitgeb.

Ausser diesen Verzweigungen, die von einzelnen bestimmt gelagerten äusseren Zellen der Segmente ihren Ursprung nehmen, fand Leitgeb neuerdings noch **endogene** Spross

1) Vergl. in dieser Beziehung das unten bei den Laubmoosen Gesagte.

2) Das Folgende z. Th. nach brieflicher Mittheilung desselben.

bildungen; diese entspringen zuweilen aus den mit Amphigastrien versehenen Bauchsegmenten als Flagellen und Fruchtäste, während exogene Sprosse in der durch Fig. 223 dargestellten Weise entstehen, so z. B. bei Mastigobryum, Lepidozia, Colypogeia, oder sie bilden sich ohne das Vorhandensein von Unterblättern, wie bei Jungermannia bicuspidata und anderen zweireihig beblätterten Jungermannieen; zumal bei den Jungermannieen aus der Abtheilung der Trichomanoiden werden die Fruchtäste endogen angelegt, die dann wie Adventivsprosse aus älteren Stammtheilen hervorbrechen; wahrscheinlich werden aber die Mutterzellen derselben überall, wie bei Mastigobryum und Lepidozia in acropetaler Folge regelmässig schon im Urmeristem des Vegetationskegels angelegt (ähnlich wie bei den Equiseten). Endlich beruht nach Leitgeb die ganze Verzweigung vieler Jungermannieen wahrscheinlich ausschliesslich auf endogener Zweigbildung.

Die Geschlechtsorgane sind monöcisch oder diöcisch vertheilt und bilden sich bei den frondosen Gattungen auf der Rückenseite der Sprosse; bei den foliosen Jungermannieen am Ende von Hauptsprossen oder besonderen, kleinen Fruchtzweigen, die häufig auf der Bauchseite endogen angelegt werden. Die Antheridien sind gewöhnlich blattwinkelständig, einzeln oder zu mehreren. Die Archegonien erscheinen gewöhnlich in Mehrzahl am Gipfel der Sprosse, entweder an solchen, die weiter unten Antheridien tragen oder an besonderen weiblichen Zweigen, die dann bei den Geocalyceen sich so aushöhlen, dass die Archegonien in eine tiefe krugförmige Höhlung versinken, ein Vorgang, der ungefähr mit der Bildung einer Feige verglichen werden kann, besonders auffallend findet diese bei Calypogeia statt. Wo diese eigenthümliche Umhüllung der Archegonien nicht eintritt, da werden sie von den nächsten, benachbarten Blättern verhüllt (Perichaetium), und gewöhnlich wird ausserdem ein Perianthium gebildet, welches als eine besondere hautartige Hülle die Archegonien umwächst. Genau beschrieben sind diese Vorgänge von Leitgeb an Radula complanata. Die Haupt- wie die Seitensprosse tragen in der Regel beiderlei Arten von Geschlechtsorganen; ein solcher Spross ist hier immer längere Zeit rein vegetativ, bildet dann einige Zeit Antheridien und schliesst mit einer weiblichen Inflorescenz. Seltener kehrt er jedoch nach der Production von Antheridien wieder zur vegetativen Entwickelung zurück. Die Antheridien von Radula sind metamorphosirte Trichome; sie stehen einzeln in den Blattaxeln und sind in der Höhlung, welche der stark concave Unterlappen des Blattes bildet, vollständig eingeschlossen; sie entstehen aus der keulenförmigen Ausstülpung einer vor dem Blatt an der Basis derselben liegenden, der Stengelrinde angehörigen Zelle. — Der weibliche Blüthenstand von Radula steht immer am Ende des Haupt- oder eines Seitensprosses und enthält 3—10 Archegonien, umgeben von einem Perianthium, das wieder von zwei Blättern eingehüllt wird. Die ganze weibliche Inflorescenz (Archegonien sammt Perianthium) entwickelt sich aus der Scheitelzelle des Sprosses und den drei Segmenten des jüngsten Umlaufs. Die Archegonien entstehen aus der Scheitelzelle selbst und den acroscopen Theilen der seitlichen Segmente, deren basiscope Theile in Verbindung mit dem bauchständigen Segment zur Bildung des Perianthiums verwendet werden. Ihre Entwickelung wurde schon oben beschrieben.

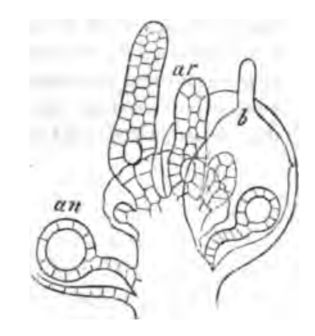


Fig. 224. Inflorescenz von Radula complanata; *ar* Archegonium, *an* Antheridien, *b* Blatt, nach Hofmeister.

Bei den von Hofmeister untersuchten Arten wird die befruchtete Eizelle zuerst durch eine Querwand, d. h. rechtwinkelig zur Archegoniumaxe getheilt. Nur die obere, dem Archegoniumhals zugewendete der beiden Zellen theilt sich weiter, sie ist die Scheitelzelle des Sporogoniums, die sich zuweilen erst noch ein- bis zweimal quertheilt, bevor in ihr eine Längswand auftritt; die beiden so entstehenden Zellen werden endlich in vier, wie Octanten einer Halbkugel, gelagerte Scheitelzellen getheilt.

[illegible]



[illegible]

[illegible]

Classe 3.

Die Laubmoose [1]).

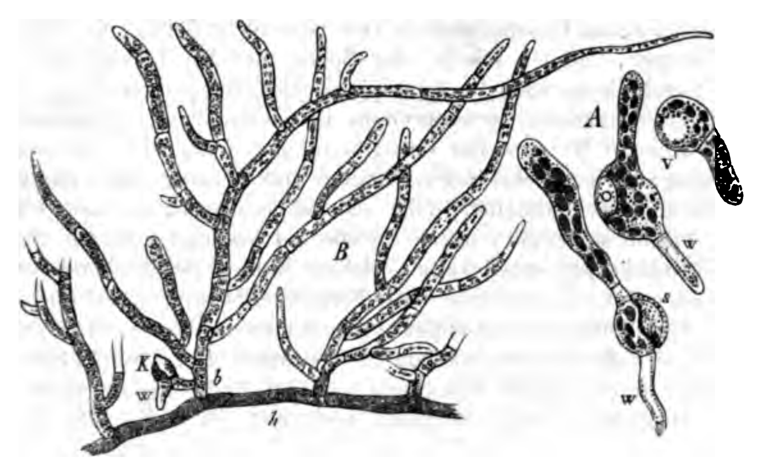
Die Spore erzeugt einen confervenartigen Thallus, den Vorkeim oder das Protonema, aus welchem durch seitliche Sprossung die eigentliche Laubmoos-

---

[1]) W. P. Schimper: Recherches anat. et physiol. sur les Mousses Strassburg 1848. — Lantzius-Beninga: Beiträge zur Kenntniss des Baues der ausgewachsenen Mooskapsel, insbesondere des Peristoms (mit prächtigen Abbildungen) in Nova Acta Acad. Leopold. 1847. — Hofmeister: Vergl. Unters. 1851. — Hofmeister in: Berichte der Königl. Sächs. Gesellsch. der Wiss. 1854. — Derselbe: Entwickelung des Stengels der beblätterten Muscineen (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. III). — Unger: Ueber den anat. Bau des Moosstammes (Sitzungsber. d. Kais. Akad. d. Wiss. Wien. Bd. 43, p. 497. — Karl Müller: Deutschlands Moose (Halle 1853). —

nze, mit Differenzirung von Stamm und Blatt entsteht, an der sich die Ge-
lechtsorgane bilden; aus der Eizelle des befruchteten Archegoniums geht das
rogonium hervor, in welchem die Sporen aus einem kleinen Theil des inneren
vebes entstehen.

1) Das Protonema entsteht bei den typischen Laubmoosen als schlauch-
nige Ausstülpung der inneren Sporenhaut, die sich durch Spitzenwachsthum
begrenzt verlängert und durch Querwände gliedert; die Gliederzellen erfahren
ne intercalaren Theilungen, bilden aber unmittelbar hinter den Querwänden
eige, die sich ebenfalls durch Querwände gliedern und gewöhnlich ein begrenz-
Spitzenwachsthum zeigen; sie können ihrerseits Verzweigungen höherer Ord-
ng produciren. Der dem Keimschlauch gegenüberliegende Theil des Endospo-
ims kann sich zu einem hyalinen Rhizoid entwickeln, welches in den Boden



g. 226. Funaria hygrometrica, *A* keimende Sporen, *v* Vacuole, *w* Wurzelhaar, *s* Exosporium; *B* Theil eines ent-
ckelten Protonema, etwa drei Wochen nach der Keimung; *h* ein niederliegender Hauptspross mit gebräunter
ndung und schiefen Querwänden, aus welchen die aufstrebenden begrenzten Zweige hervorgehen; bei *K* Anlage
einer blättertragenden Axe mit Wurzelhaar *w* (*A* 550mal, *B* etwa 90mal vergr.).

ndringt. Die Zellhäute der Protonemafäden sind anfangs farblos, die Hauptaxen
er legen sich auf den Boden oder dringen selbst in diesen ein, und dann nehmen
e Häute eine braune Färbung an, während die vorher rechtwinkelig zur Wachs-
imsaxe gestellten Querwände schief werden und nach verschiedenen Richtungen
ı geneigte Lagen annehmen (Fig. 226 *B*, *h*); die oberirdischen Gliederzellen
wickeln reichlich Chlorophyllkörner, das Protonema ernährt sich daher selb-
ndig durch Assimilation und gewinnt nicht nur bei manchen Gattungen eine
deutende Grösse, indem es Flächen von einem bis mehreren Quadratzollen mit
nen dichtverwirrten Fäden rasenartig überzieht, sondern auch seine Lebens-

---

entz: Moosstudien (Leipzig 1864). — Lorentz: Grundlinien zu einer vergl. Anat. der Laub-
ose (in Jahrb. f. wiss. Bot. VI. und Flora 1867). — Leitgeb: Wachsthum des Stämmchens
Fontinalis antip. und von Sphagnum, sowie Entwickelung der Antheridien derselben (in
ungsber. d. K. Akad. der Wiss. Wien 1868 und 1869). — Nägeli: pflanzenphys. Unters.
eft, p. 75. — Julius Kühn, Entwickelungsgesch. der Andreaeaceen. Leipzig 1870 (Mitthei-
gen aus dem Gesammtgebiet der Botanik von Schenk und Luerssen. Bd. 1).

dauer ist zuweilen eine sozusagen unbegrenzte; bei den meisten Laubmoosen verschwindet es allerdings, nachdem es die belaubten Stämme als Seitenknospen erzeugt hat; wo diese letzteren aber sehr klein bleiben und kurze Lebensdauer besitzen, wie bei den Phascaceen, Pottia, Physcomitrium u. a., da bleibt das Protonema auch dann noch lebenskräftig, wenn es die belaubten Pflanzen erzeugt hat, und wenn auf diesen das Sporogonium bereits ausgebildet ist; in solchen Fällen hat man gleichzeitig alle drei Formen des Entwickelungskreises im organischen Zusammenhange vor sich. Von den typischen Laubmoosen weichen die Sphagnen, Andreaeaceen und Tetraphiden, wie im Bau der Sporogonien, so auch in der Vorkeimbildung ab. Die Sporen der Sphagna erzeugen, wenigstens wenn sie auf fester Unterlage keimen, eine flächig ausgebreitete Gewebeplatte, die sich am Rande kraus verzweigt und die beblätterten Stengel erzeugt. Bei Andreaea theilt sich, nach Kühn's neuen Untersuchungen, der Inhalt der Spore noch innerhalb des geschlossenen Exosporiums in vier oder mehr Zellen, es entsteht also ein Gewebekörper, ähnlich wie in der Spore mancher Lebermoose (Radula, Frullania) [1]; endlich wachsen 1—3 peripherische Zellen zu Fäden aus, die sich auf der harten Gesteinsunterlage ausbreiten. Die Zweige dieses Protonemas können sich nun in dreierlei Weise weiter entwickeln, indem sie entweder ausser den Quertheilungen auch Längstheilungen erfahren und so bandartige, unregelmässig verzweigte Zellflächen darstellen, oder es treten ausserdem auch Theilungen parallel zur Fläche selbst ein, durch welche der Vorkeim mehrschichtig wird; solche als Gewebekörper entwickelte Vorkeime richten sich auf und verzweigen sich baum- oder strauchartig; eine dritte Form endlich sind die blattartigen Vorkeimzweige, Gewebeflächen von einfachem bestimmtem Umriss. An diese letzteren schliessen sich die Flächenvorkeime von Tetraphis und Tetradontium an, die wie eine weiter unten folgende Abbildung zeigt, am Ende längerer dünnerer Protonemafäden entstehen. (Vergl. Berggren, bot. Zeitg. 1872, No. 23, 24.)

2) Die Geschlechts-Generation, d. h. die blättertragende Pflanze, die später die Geschlechtsorgane bildet, entsteht an den unteren Gliederzellen der Seitenzweige des Protonemas, niemals scheint sich die Scheitelzelle eines längeren Protonemafadens selbst zur Anlage der beblätterten Pflanze umzugestalten. Wo eine solche entstehen soll, da tritt aus einer unteren Gliederzelle ein kurzer Schlauch hervor, der nach Abgrenzung durch eine Querwand noch eine oder zwei solche bildet, und dessen Scheitelzelle nun zur Scheitelzelle der Moosknospe wird, indem sie sich durch rasch aufeinanderfolgende, sich gegenseitig schneidende Wände theilt. In ähnlicher Weise entsteht die Knospe bei den Sphagnen an einer Randzelle der Flächenvorkeims, bei Tetraphis aus der schmalen Basis eines solchen, bei Andreaea aus seitlichen Zellen der verschiedenen genannten Vorkeime, mit Ausnahme der blattförmigen. — Die durch die ersten schiefen Theilungen abgeschnittenen Zellen sind die ersten Segmente des jungen Stämmchens, die entweder sofort zu Blättern auswachsen oder nur die ersten Theilungen blattbildender Segmente zeigen (Schuch); gewöhnlich treten aus diesen ersten Segmenten, nach vorgängigen Theilungen derselben, sofort abwärts wachsende geglie-

1) Auch bei echten Laubmoosen (Bartramia, Leucobryum, Mnium, Hypnum) tritt zuweilen die erste Querwand des Protonemas schon innerhalb der Spore auf (Kühn).

rte Haarschläuche (Rhizoiden) hervor, durch welche sich die junge Pflanze wurzelt.



. 227. Protonematischer Wurzelausschlag von Mnium hornum mit blattbildenden Knospen *k*; *w w* die Wurzelhaare eines umgekehrten Rasens, aus denen die Protonemafäden *n n* hervorsprossen (90).

Die Scheitelzelle des Stengels ist bei Schistostega und Fissidens zweischnei- und erzeugt zwei gerade Reihen alternirender Segmente; bei den übrigen ubmoosen ist sie dreiseitig pyramidal mit aufwärts gewölbter Grundfläche g. 106); jedes Segment der Scheitelzelle wölbt sich als breite Papille nach ssen und oben; diese wird durch eine Längswand (Blattwand nach Leitgeb) schnitten und wächst unter weiteren Theilungen zu einem Blatte aus, wähd der untere innere Theil des Segments durch weitere Theilungen ein Stück inneren Stengelgewebes erzeugt. Da nun jedes Segment ein Blatt bildet, so die Blattstellung durch die Lage der consecutiven Segmente gegeben; bei Fissins werden so zwei gerade Reihen alternirender Blätter, bei Fontinalis drei ade Reihen nach der Divergenz $^1/_3$ gebildet, indem hier die Segmente selbst drei geraden Reihen nach $^1/_3$ liegen, weil jede neu auftretende Hauptwand der rletzten (welche beide zu einem Segment gehören) parallel ist; bei Polytrichum, agnum, Andreaea u. a. dagegen greift jede neue Hauptwand auf der einen dischen) Seite im Sinne der Blattspirale weiter vor, die Hauptwände eines gments sind nicht parallel, die Segmente selbst liegen schon ihrer Entstehung ch (ohne dass dabei eine Torsion des Stengels mitwirkte) nicht in drei geraden ihen, sondern in drei, die Stammaxe umwindenden Schraubenlinien über nder, und die consecutiven Segmente und ihre Blätter divergiren um Winkel, lche nach dem Gesagten grösser als $^1/_3$ sein müssen, die Blattstellung ist $^2/_5$, u. s. w. (Man vergleiche darüber die obengenannten Arbeiten Leitgeb's, entz', Hofmeister Morphol. p. 194, auch Müller bot. Zeitg. Taf. VIII). [1])

Das unterhalb des Vegetationspunktes in Dauergewebe übergehende Urmestem des Stammes differenzirt sich gewöhnlich in eine innere und eine periphesche Gewebemasse, die meist nicht scharf gegen einander abgegrenzt sind; die ferischen, zumal die äussersten Schichten haben gewöhnlich stark verdickte

1) Fasst man die Lage jeder vierten Theilung der Scheitelzelle in's Auge, so macht es den ndruck, als ob die Scheitelzelle langsam um ihre Axe rotire, während sie blattbildende gmente erzeugt.

und lebhaft roth oder gelbroth gefärbte Zellwände; die Zellen des inneren gewebes haben weitere Lumina und dünnere, weniger gefärbte oder Wände. Bei manchen Laubmoosstengeln hat es mit dieser Differenzirun äusseres mehrschichtiges Haut und ein dünnwandiges Grundgewebe sein den (z. B. Gymnostomum rupestre, Leuc glaucum, Hedwigia ciliata, Barbula Hylocomium splendens u. a. nach L während bei sehr vielen anderen n axiler Strang sehr dünnwandiger ur enger Zellen (der Centralstang) sich aus (Grimmia, Funaria, Bartramia, Mnium, u. a. m.)[2]; nur bei Polytrichum, A und Dawsonia treten im Centralstran Wandverdickungen auf, und zwar s zahlreiche, sonst dünnwandige Zellg jede für sich von einer dicken Wandu geben, den Strang bilden; bei Poly commune kommen ausserdem noch ex ähnliche, dünnere Stränge vor. Zuweil laufen von der Basis der Blattnerv Stränge dünnwandiger Zellen schief abwärts durch das Stammgewebe Centralstrang, die Lorentz als Blattspurstränge bezeichnet (z. B. bei Spl luteum, Voitia nivalis u. a.). — Wenn man beachtet, dass auch bei n Gefässpflanzen Fibrovasalstränge von höchst einfachem Bau vorkommen Aehnlichkeit der Cambiformzellen echter Fibrovasalstränge mit dem Gew Centralstranges und der Blattspuren der Moose gelten lässt, so könne letzteren immerhin als rudimentäre Fibrovasalstänge einfachster Art be werden.

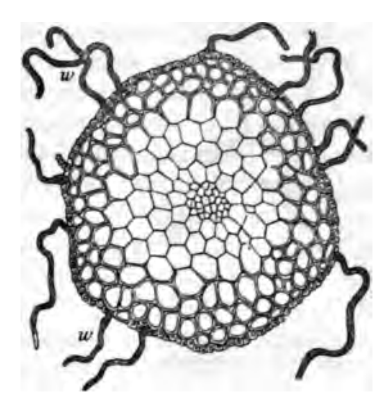


Fig. 228. Stammquerschnitt von Bryum roseum mit Wurzelhaaren w (90).

Wie oben erwähnt wurde, geht aus der breiten papillösen Vorwölb Segmentzelle, die durch eine Längswand abgegrenzt wird, das Blatt jedoch wird noch ein unterer (basilärer) Theil dieser Zelle zu Bildung Gewebeschichten des Stammes verwendet; der apicale Theil der Papille Scheitelzelle des Blattes; sie bildet zwei Reihen von Segmenten, durch Th wände, welche senkrecht auf der Blattfläche stehen. Die Zahl der Blattse d. h. das Spitzenwachsthum des Blattes ist begrenzt und die aus den S zellen hervorgehende Gewebebildung schreitet dann in basipetaler Richtu um an der Basis schliesslich aufzuhören. Das ganze Blattgewebe ist z (z. B. bei Fontinalis) eine einfache Zellenschicht, sehr häufig aber bildet der Basis gegen die Spitze hin ein Nerv, d. h. ein mehr oder minder Strang, der die einschichtige Lamina in eine rechte und linke Hälfte th selbst aus mehreren Zellschichten besteht; der Nerv ist zuweilen aus gleich gestreckten Zellen zusammengesetzt, häufig aber differenziren sich in il schiedene Gewebeformen, unter denen besonders Züge oder Bündel enger

1) Der Stiel des Sporogoniums ist nach Lorentz immer mit einem derartigen strang versehen.

wandiger Zellen sich oft ähnlich verhalten wie der Centralstrang des Stengels und bisweilen als Blattspurstränge zu diesem hin sich fortsetzen (vergl. Lorentz l. c.). — Der Umriss der Laubmoosblätter wechselt vom fast kreisrunden, durch breitlancettliche Formen bis zum nadelförmigen; sie sind immer ungestielt, breit inserirt; meist stehen sie dicht über und neben einander, nur an den Stolonen mancher Arten, den Brutknospenträgern von Aulacomnion und Tetraphis sowie an der Basis mancher Laubsprosse bleiben sie sehr klein (Niederblätter) und spärlich; in der Nähe der Geschlechtsorgane bilden sie meist dichte Rosetten oder Knospen und nehmen dabei nicht selten besondere Formen und Farben an. Bei Racopilum, Hypopterygium und Cyathophorum sind zweierlei Blätter vorhanden, eine Reihe grösserer auf der einen, eine Reihe kleinerer auf der anderen Seite des Stengels. Die Blätter sind nicht verzweigt, ganzrandig, gezähnt, selten geschlitzt. — Bei manchen Arten bilden sich auf der Innen- (Ober-) fläche der Blätter eigenthümliche Auswüchse, bei den Barbulae aloideae articulirte, mit Köpfchen versehene Haare. Die Lamina, welche sonst sich rechts und links von der Medianebene ausbreitet, ist bei Fissidens aus einer fast scheidigen Basis hervorgehend in der Medianebene selbst ausgebreitet. — Das Blattgewebe ist, abgesehen von dem Mittelnerv, meist gleichartig, aus chlorophyllführenden Zellen zusammengesetzt, die zuweilen als Mamillen auf der Fläche vorspringen; bei den Sphagneen und Leucobryen differenzirt sich das Gewebe in lufthaltige und saftige, grüne Zellen von bestimmter Lagerung.

Die Verzweigung des Laubmoosstengels ist, wie es scheint, niemals dichotomisch, aber wahrscheinlich auch niemals axillär, obgleich an die Blätter gebunden; auch bei reichlicher Verzweigung ist die Zahl der Seitensprosse indessen meist viel geringer als die der Blätter; in vielen Fällen haben die Seitenzweige ein bestimmt begrenztes Wachsthum, was zuweilen zur Bildung von bestimmt geformten, gefiederten Blättern ähnlichen Verzweigungssystemen führt (Thuidium, Hylocomium); wenn der Hauptspross am Gipfel eine Blüthe bildet, so erstarkt nicht selten unterhalb derselben ein Seitenspross, der die Vegetation fortsetzt; durch solche Innovationen werden Sympodien gebildet. — Nicht selten sind Ausläufer, nackte oder kleinblätterige Sprosse, die auf oder in der Erde hinkriechend, sich später erheben und aufrechte vollbelaubte Sprosse erzeugen. Ueberhaupt ist die Verzweigung eine sehr mannigfaltige und mit der Lebensweise eng verknüpft. — Der morphologische Ort der Entstehung seitlicher Sprosse wurde von Leitgeb bei Fontinalis und Sphagnum sorgfältig untersucht und vortrefflich beschrieben. Da die beiden Gattungen sehr verschiedenen Abtheilungen angehören, so dürften die dort gefundenen Resultate allgemeine Geltung für die Classe beanspruchen. Sie stimmen darin überein, dass die Mutterzelle (zugleich Scheitelzelle) eines Zweiges unterhalb des Blattes aus demselben Segment wie dieser hervorgeht (Fig. 106); bei Fontinalis entsteht der Zweig unter der Mediane des Blattes, bei Sphagnum aber unter der kathodischen Hälfte desselben; in Folge der weiteren Ausbildung des Muttersprosses scheint später der Seitenspross bei Sphagnum neben dem Rande eines älteren Blattes zu stehen, und ähnlich dürfte die frühere Angabe von Mettenius, wonach auch bei Neckera complanata, Hypnum triquetrum, Racomitrium canescens u. a. die Seitensprosse neben den Blatträndern stehen, zu deuten sein. Entsteht der Spross unter der Mediane eines Blattes, so kann bei geradreihiger Blattstellung wohl auch durch weiteres Wachsthum des Stengels der

Schein entstehen, als ob jener über der Mediane eines älteren Blattes (axil entstanden wäre. — In den Blattaxeln oder vielleicht richtiger auf der Basis Oberfläche der Blätter entstehen nach Leitgeb bei den genannten Gattungen gliederte Haare.

Die Dimensionen, bis zu denen die blättertragenden Axen und Axensyst sich entwickeln, zeigen einen grossen Spielraum; bei den Phascaceen, Buxb mien u. a. erreicht der einfache Stamm kaum 1 Millimeter Höhe, bei den gröss Hypneen und Polytricheen wird er nicht selten 2—3 und mehr Decimeter la wenn auch nicht in einer Axe, doch durch Innovation und Sympodienbildung n länger (Sphagnum), weniger wechselt die Dicke des Stammes: $^1/_{10}$ Millimeter den kleinsten, dürfte sie nicht leicht 1 Millimeter bei den dicksten überschrei Dafür ist sein dichtes, äusserlich gefärbtes Gewebe aber sehr fest, oft steif, imm sehr elastisch, der Verwesung lange Widerstand leistend.

Die Wurzelhaare (Rhizoiden) spielen in der Oekonomie der Laubmo eine ungemein wichtige Rolle; nur bei der auch sonst vielfach abweichenden A theilung der Sphagna sind sie sehr spärlich und kümmerlich entwickelt, bei d meisten anderen aber treten sie in grosser Anzahl wenigstens aus der Basis Stammes hervor, oft überkleiden sie ihn gänzlich mit einem dichten rothbraun Filz. In morphologischer Beziehung sind die Rhizoiden[1]) von dem Protonema n streng zu scheiden, und wir werden unten sehen, dass sie gleich diesem f sind, neue belaubte Stämmchen zu bilden; sie entstehen als schlauchförmige Au stülpungen der oberflächlichen Zellen des Stengels, verlängern sich durch Spi wachsthum und werden durch schiefe Querwände gegliedert; am fortwachsen Ende ist die Wand hyalin und verwächst im Boden mit dessen Körnchen; sp fallen diese ab, die Wand wird dicker und braun, letzteres auch bei den ob irdischen Wurzelhaaren. Die Glieder enthalten viel Protoplasma und Oeltropf (Fig. 229 *B*); hinter den Querwänden treten Zweige aus den Gliederzellen her oft büschelig gestellt, und in diesem Falle sind einzelne Fäden sehr dünn. Verweigung der Wurzelhaare im Boden ist bei vielen Laubmoosen eine sehr rei liche, sie bilden oft einen dichten, unentwirrbaren Filz; ein solcher kann sel oberhalb des Bodens im dichten Rasen entstehen und künftigen Generationen Boden dienen. Bei Atrichum und anderen Polytrichaceen wickeln sich die dic ren Rhizoiden wie die Fäden eines Taues um einander, die von ihnen ausgehen Zweige thun dasselbe, nur die feineren letzten Verzweigungen bleiben frei.

Die vegetative Propagation der Laubmoose ist so mannigfaltig u ausgiebig, wie sie wohl bei keiner anderen Abtheilung des Pflanzenreichs an troffen wird. Sie bietet dabei die Eigenthümlichkeit, dass jederzeit der Entsteh eines neuen blättertragenden Stämmchens eine Protonemabildung vorausgeht, a dann, wenn die Propagation durch Brutknospen eingeleitet wird. — Ausgenomm sind nur die wenigen Fälle, wo Blattknospen sich ablösen und unmittelbar f wachsen.

---

1) Die Wurzelhaare scheinen sich von dem Protonema nur durch den Mangel des Chl phylls und durch die Neigung, abwärts zu wachsen, zu unterscheiden; das Protonema b gewisse Zweige als Rhizoiden aus, und die Rhizoiden ihrerseits können einzelne Zweig chlorophyllhaltiges, aufwärts wachsendes Protonema entwickeln

lie verschiedenen Fälle im Einzelnen eingehend, ist nun zunächst her-
›n, dass sowohl das aus der Spore selbst hervorgegangene Protonema
die demselben entsprossenen Laubstämmchen verschiedener Propaga-
ıig sind. Das ursprüngliche Protonema ist schon insofern ein Vermeh-
n, als es auf seinen Zweigen nach und nach oder gleichzeitig mehrere,
viele Laubstämmchen er-
nn; zuweilen fallen die ein-
iederzellen der Protonema-
nachdem sie sich kugelig
›t haben, aus einander, be-
dickere Wände und werden
Zeit unthätig (Funaria hygro-
um wahrscheinlich später
m Protonemafäden zu bilden.
däres Protonema kann sich
auch aus jedem Wurzelhaar,
dem Licht ausgesetzt und
·halten ist, bilden; ob die
lle stärkerer Rhizoiden unter
Jmständen selbst die Ver-
; einleiten kann, ist unbe-
wiss aber, dass die Glieder-
· Wurzelhaare Zweige bilden,
em der Spore entsprossenen
a ganz gleich verhalten, Chlo-
›ilden und vor Allem neue
ızen erzeugen (vergl. Fig. 226
229 *p*); bei manchen Arten
um, Bryum, Barbula u. a.)
, einen Moosrasen mit seinem
z nach oben gekehrt einige
; feucht zu halten, um Hun-
n neuen Pflanzen auf diese
ıtstehen zu sehen. Manche,
· annuelle Arten, z. B. von
Funaria, Pottia, perenniren

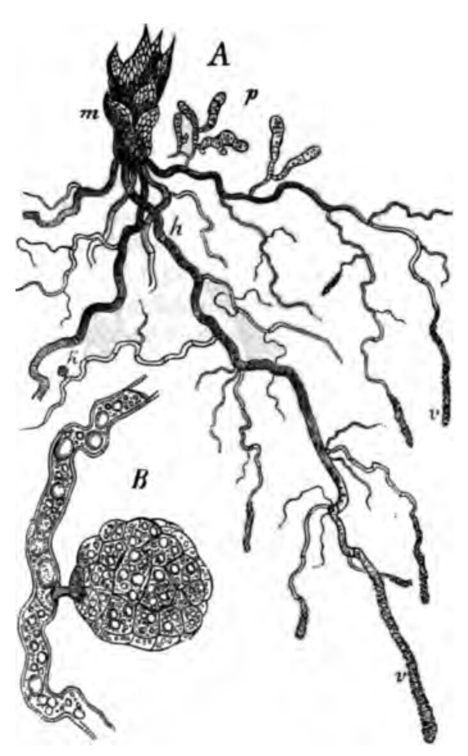


Fig. 229. *A* junges Pflänzchen einer Barbula (*m*), mit den Wurzelhaaren *h*, deren fortwachsende Enden *v v* mit Körnchen des Bodens verwachsen sind; bei *p* treibt ein oberflächlich hinziehendes Wurzelhaar chlorophyllhaltige Zweige, d. h. Protonema; bei *k* sitzt eine knollenförmige Knospe an einem unterirdischen Haarzweige; dieselbe ist in *B* stärker vergrössert (*A* 20mal, *B* 300mal vergr.).

ihres Wurzelfilzes; die Pflanzen verschwinden nach der Sporenreife von
.e des Bodens vollständig bis zum nächsten Herbst, wo der Wurzelfilz
›ues Protonema und auf diesem neue Stämmchen erzeugt.
rtige Wurzelausschläge sind nach Schimper auch die Protonemarasen
›lytrichen (P. nanum, aloides) an den Böschungen von Hohlwegen und
chistostega osmundacea in dunkelen Höhlen. — Die Wurzelhaare können
ı unmittelbar Blattknospen erzeugen und verhalten sich in dieser Hin-
ı Protonema völlig gleich; entstehen die Knospen an unterirdischen Ver-
en der Wurzelhaare (Fig. 229 *B*), so bleiben sie als knollige, mit Re-
en erfüllte Körperchen von mikroskopischer Grösse so lange in Ruhe-
bis sie gelegentlich an die Bodenoberfläche kommen, um sich hier

weiter zu entwickeln (z. B. Barbula muralis, Grimmia pulvinata, Funaria hygro metrica, Trichostomum rigidum, Atrichum). Aber auch die oberirdischen Wurze haare können nicht nur chlorophyllhaltiges Protonema, sondern auch unmittelb Blattknospen produciren, und Schimper führt das merkwürdige Factum an, da bei Dicranum undulatum auf diese Weise in den perennirenden Rasen der weib lichen Pflanzen annuelle männliche Pflanzen gebildet werden, welche je befruchten.

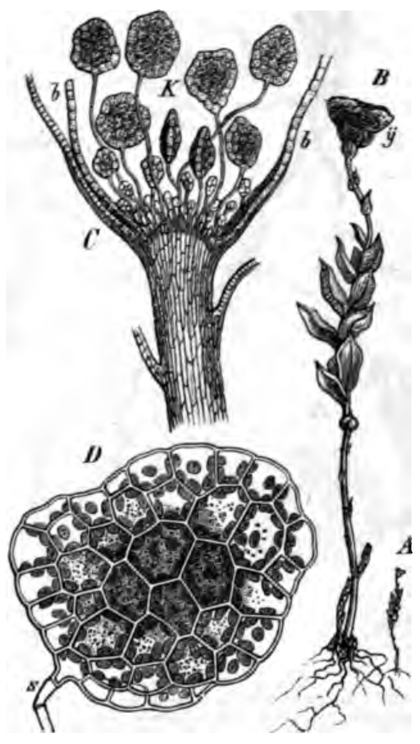


Fig. 230. Tetraphis pellucida: *A* eine Brutknospen bildende Pflanze in natürl. Grösse; *B* dieselbe vergr.; *y* der Kelch, in welchem die Brutknospen sich sammeln: *C* Längsschnitt durch den Gipfel des vorigen, *b* die Kelchblätter, *k* die Brutknospen in den verschiedensten Entwickelungsgraden; durch den jüngeren Nachwuchs werden die älteren von ihren Stielen abgerissen und über den Kelchrand hinausgedrängt. — *D* eine reife Brutknospe 500mal vergr., am Rande aus einer, in der Mitte aus mehreren Zellschichten bestehend.

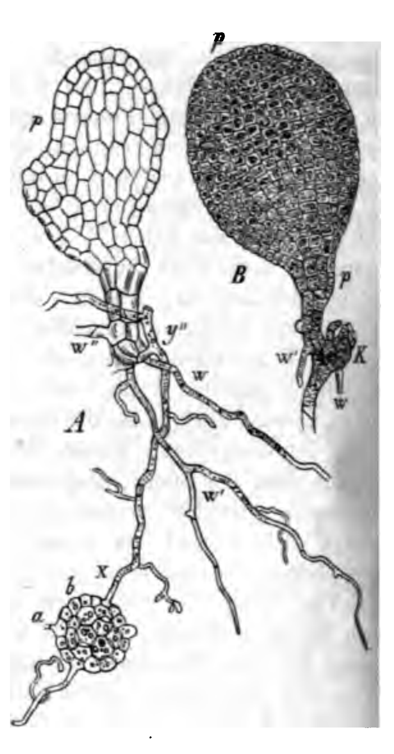


Fig. 231. *A* zeigt eine Brutknospe *b*, deren Stiel b abgerissen ist; durch Auswachsen einer Randzelle Brutknospe hat sich der Protonemafaden *x y* gebil aus welchem das Flächengebilde *p* als seitliche S sung hervorging; dieses hat die Wurzelhaare *w*, *w'* getrieben (100); *B* ein Flächenvorkeim *p*, aus Basis eine Blattknospe *k* und Wurzelhaare *w*, *w'* vosrprossen; oft treibt die Basis des Flächenvo zahlreiche neue Flächenvorkeime aus, bevor es Bildung einer Blattknospe kommt.

Selbst die Blätter vieler Laubmoose erzeugen Protonema, indem ihre Ze einfach auswachsen und die so gebildeten Schläuche sich gliedern; so bei Ort trichum Lyelli und obtusifolium; bei Ort. phyllanthum entstehen an den Bl spitzen pinselförmige Büschel keuliger, kurzgliedriger Protonemaansätze; sind auch noch Grimmia trichophylla, Syrrhopodon und Calymperes zu nenn Bei Oncophorus glaucus bildet sich auf dem blühenden Gipfel der Pflanzen dichter Filz verschlungener Protonemafäden, die ihn am weiteren Wachst hindern, dafür aber später neue Rasen junger Pflanzen produciren Bei B

ımia, zumal B. aphylla bilden die Randzellen der Blätter ein sie und den ngel umstrickendes Protonema. — Endlich können auch abgeschnittene, chtgehaltene Blätter, z. B. von Funaria hygrometrica, Protonema austreiben sen.

Brutknospen, welche gleich denen der Marchantien gestielte Zellkörper n zweispitziger oder linsenförmiger Gestalt darstellen, kommen bei Aulacomnion drogynum auf dem Gipfel einer blattlosen Verlängerung des belaubten Stämmens (Pseudopodien) vor, bei Tetraphis pellucida eingehüllt von einem mehrttrigen zierlichen Kelch, aus welchem sie später herausfallen; diese letzteren iben dann protonematische Fäden, die zuerst einen flächenförmigen orkeim erzeugen, auf dem endlich neue Laubknospen entstehen (Fig. 230 231).

Schliesslich können als Vermehrungsorgane noch die abfallenden Zweigospen von Bryum annotinum und die sich ablösenden Zweige von Conoitrium julianum und Cinclidotus aquaticus (nach Schimper) angeführt werden.

Die Geschlechtsorgane der Laubmoose finden sich gewöhnlich zahlich am Ende einer Laubaxe [1]) umgeben von oft besonders geformten Hüllblättern nd vermischt mit Paraysen; eine solche Vernigung kann der Kürze egen eine Blüthe genannt erden. Die Blüthe der ubmoose begrenzt entweder eine Hauptaxe (acrorpe Moose), oder diese ist unbegrenzt, und die lüthe tritt am Ende einer Axe 2. oder 3. Ordnung auf leurocarpische Moose). nerhalb einer Blüthe önnen Antheridien mit Archegonien auftreten isexuelle Blüthen), oder enthält nur eine Art Geschlechtsorganen, dann können die Blümonöcisch oder diösein, zuweilen erneinen die männlichen kleineren Pflänzchen kürzerer Lebensdauer aria hygrometrica. Dium undulatum u. a.). äusseren Ansehen ich sind die bissexuelBlüthen den weib-

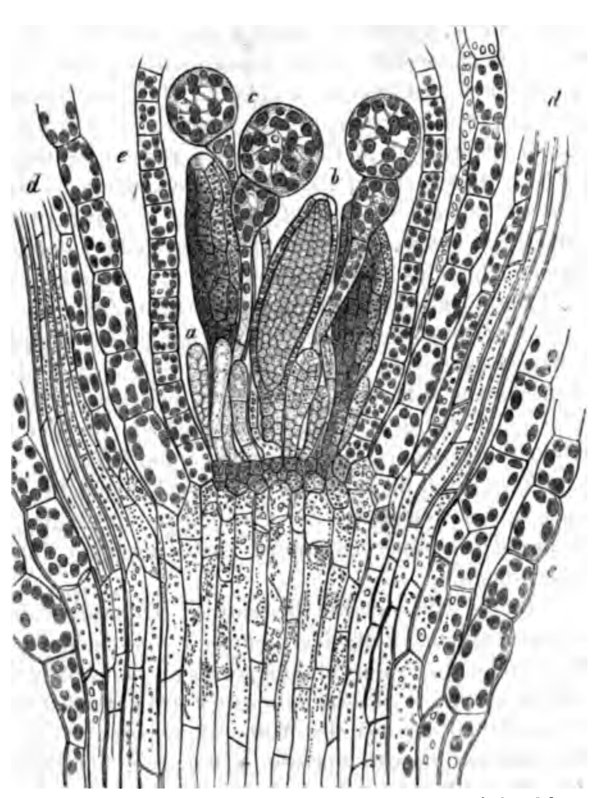


Fig. 232. Längsschnitt des Gipfels eines sehr kleinen männlichen Pflänzchens von Funaria hygrometrica (300); *a* junges, *b* fast reifes Antheridium im Längsschnitt, *c* Paraphysen; *d* Blätter im Mittelnerv durchschnitten, *e* Blätter in der Lamina durchschnitten.

[1]) Ausnahme machen die männlichen Zweige von Sphagnum (s. unten).

lichen ähnlich, während die männlichen einen anderen Habitus zeigen. In d
ersteren finden sich die Archegonien und Antheridien entweder neben einand
auf dem Gipfel des Stammes im Centrum der Hülle (Perichaetium) oder in zwei
Gruppen oder getrennt durch besondere Hüllblätter, und dann stehen die Anth
ridien in den Axeln derselben in einer Schraubenlinie geordnet, die centr
Gruppe der Archegonien umgebend. — Die Form der Blüthenhülle ist bei d
weiblichen und bissexuellen die einer verlängerten, fast geschlossenen Knosp
von mehreren Umgängen der Blattspirale gebildet; diese Blätter sind den Laul
blättern ähnlich und werden nach innen kleiner, um nach der Befruchtung des
stärker zu wachsen. Die männliche Blüthenhülle (Perigonium) besteht aus bre
teren, derberen Blättern und zeigt dreierlei Formen; gewöhnlich ist sie knospe
förmig und ähnelt der weiblichen Blüthe, sie ist aber kürzer und dicker, ih
Blätter oft roth gefärbt und an Grösse nach aussen abnehmend; diese Blüth
sind immer seitenständig; die köpfchenförmigen sind dagegen immer terminal
einem stärkeren Spross, sie sind kugelig, ihre Blätter breit, an der Basis scheid
verdünnt und zurückgebogen am oberen Theil, sie werden nach innen klein
und lassen das Centrum der Blüthe mit den Antheridien frei; diese Blüthen we
den zuweilen von einem nackten Stiel, einer Verlängerung des Stengels, getrag
(Splachnum, Tayloria); endlich bestehen die scheibenförmigen männlichen a
Hüllblättern, welche von den Laubblättern sehr verschieden sind; die Hüllblät
sind breiter und kürzer, am oberen Theil horizontal ausgebreitet, zart und bl
grün, orange oder purpurroth gefärbt, sie werden immer kleiner, je mehr s
die Blattspirale dem Centrum nähert, die Antheridien stehen in ihren A
(Mnium, Polytrichum, Pogonatum, Dawsonia). — Die Paraphysen stehen zwis
oder neben den Geschlechtsorganen, sie sind in der weiblichen Blüthe imm
articulirte Fäden, in der männlichen bald fadenförmig, bald spatelförmig, a
oberen Theil aus mehreren Zellreihen bestehend.

Die Antheridien sind im fertigen Zustande gestielte Säcke mit einschic
tiger Wandung, deren Zellen Chlorophyllkörner enthalten, die aber bei der Re
sich gelb oder roth färben. Bei den Sphagnen und Buxbaumia sind die Anthe
dien beinahe sphärisch, sonst aber bei den Laubmoosen lang keulenförmig; s
öffnen sich bei den Sphagnen ähnlich wie die der Lebermoose, bei den übrig
Abtheilungen durch einen Riss über den Scheitel, durch welchen die Sperma
zoiden in ihren Bläschen als dicker schleimiger Brei hervortreten. Sie sind anfa
noch in eine schleimige Zwischenmasse eingebettet, die aber in Wasser zerflie
während die Spermatozoiden sich aus dem Bläschen freimachen und fo
schwimmen.

Die morphologische Bedeutung der Antheridien ist nach den sorgfälti
Untersuchungen Leitgeb's eine sehr verschiedene: bei Sphagnum entsteht
Mutterzelle des Antheridiums genau an demselben Ort, wo sonst ein Spross e
stehen würde, d. h. aus dem unter der kathodischen Hälfte des Blattes liegend
Segmenttheil der Axe des Antheridiensprosses; die Antheridien können hier a
als metamorphosirte Sprosse gelten; bei Fontinalis dagegen sind sie innerha
derselben Blüthe von verschiedener Bedeutung: das erste ist die unmittelba
Verlängerung der Axe des Sprosses, er entsteht aus seiner Scheitelzelle;
nächstfolgenden entwickeln sich aus den letzten normalen Segmenten derselb
gleichen also nach Anlage und Stellung den Blättern: die zuletzt auftretend

en endlich zeigen den morphologischen Charakter von Trichomen, so-
er veränderlichen Zahl, als auch in ihrer Entwickelung aus Oberhaut-
d in der Unbestimmtheit des Ortes ihrer Ent-
Ganz ähnlich wie Fontinalis verhält sich nach
dreaea. — Die Mutterzelle des Antheridiums von
constituirt sich als Scheitelzelle, welche zwei
de Reihen von Segmenten bildet (bei dem schei-
en ältesten Antheridium giebt also die Scheitel-
Sprosses ihre dreireihige Segmentirung auf, um
eireihige überzugehen. Diese Segmente werden
gentiale Wände zunächst so getheilt, dass der
itt des jungen Organs (der zwei Segmente trifft)
ere und zwei innere Zellen zeigt; aus jenen ent-
ch weitere Theilung die einschichtige Wand des
ums, aus diesen das kleinzellige Gewebe, wel-
Spermatozoiden erzeugt. Sehr ähnlich verhält
in dieser Beziehung Andreaea; die Urmutterzelle
ridiums tritt als Papille hervor, und wird durch
wand abgeschnitten; die untere Zelle erzeugt
terartigen Fuss: die obere theilt sich durch eine
l abermals in eine untere, aus deren Theilungen
be des Stiels, und eine obere, aus welcher der
s Antheridiums entsteht; die Bildung des letzte-
eht in derselben Weise wie bei Fontinalis. Bei
ı wird der lange Stiel durch Quertheilungen der
enden Papille, welche das Antheridium erzeugt,
worauf die Segmentscheiben sich über's Kreuz
ann schwillt die Endzelle an und theilt sich durch
ände von ziemlich unregelmässiger Stellung: es wird so ein Gewebe-
bildet, der später ebenfalls aus einer einschichtigen Wand und einem
sehr kleinzelligen Gewebe besteht, das die Spermatozoiden erzeugt.



Fig. 233. Funaria hygrometrica; A aufplatzendes Antheridium, a die Spermatozoiden (350); B letztere stärker vergrössert, b im Bläschen; c freies Spermatozoid von Polytrichum (800).

Archegonium besteht im entwickelten Zustand aus einem massiven,
angen Fuss, der den eiförmig gerundeten Bauch trägt, über diesem erhebt
nger dünner, gewöhnlich um seine Axe gedrehter Hals. Die schon vor
chtung aus einer doppelten Zellschicht bestehende Bauchwand geht oben
ich in die einfache aus 4—6 Reihen bestehende Wand des Halses über
. Bauch und Hals umschliessen eine axile Zellreihe, deren unterste im
egene, eirunde Zelle aus ihrem Protoplasmakörper durch Verjüngung die
le Eizelle erzeugt, während die darüber liegenden axilen Zellen vor der
ng verschleimen: dieser Schleim drängt die vier Scheitelzellen (Deck-
s Halses aus einander und öffnet so den Halskanal, der den Spermato-
n Eintritt in die Eizelle gestattet; unsere Fig. 235 B zeigt die Reihe der
n bei beginnender Desorganisation und bei noch geschlossenen Deck-
s Halses. — Betreffs der morphologischen Bedeutung der Archegonien
n Leitgeb gezeigt, dass wenigstens das erste Archegonium von Sphag-
ittelbar aus der Scheitelzelle des weiblichen Sprosses entsteht; neuer-
l Kühn, dass bei Andreaea das erste aus der Scheitelzelle, die folgenden

aus den letzten Segmenten derselben sich bilden, ähnlich wie die Antheri desselben Mooses und die von Radula und Fontinalis. Nach Präparaten, we Schuch im Würzburger Laboratorium herstellte, entsteht auch bei typischen La moosen das erste Archegonium aus der Scheitelzelle des Sprosses.

Die Zellenfolge bei dem Aufbau des Archegoniums wurde von Kühn Andreaea ausführlich studirt; danach ist sie in der Hauptsache der von Lei für Radula angegebenen zwar gleich, doch besteht eine auffallende Discor der Angaben bezüglich der Bildung des Halses und der Canalzellreihe. Fig. zeigt in *A* die Entstehung des ersten Archegoniums von Andreaea aus der Sche

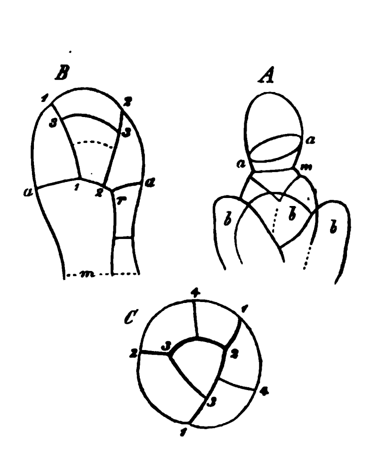


Fig. 234. Erste Entwickelungszustände des Archegoniums von Andreaea nach Kühn; *A* endständiges Archegonium aus der Scheitelzelle des Sprosses entstehend; *B* nach Anlage der Centralzelle und Deckzelle, *C* Querschnitt des jungen Bauchtheils. — *b b* in *A* jüngste Blätter.



Fig. 235. Funaria hygrometrica: *A* Längsschnitt des Gipfels einer schwachen weiblichen Pflanze (100); *a* A gonien, *b* Blätter; *B* ein Archegonium 550mal vergr.; *b* Bauch mit der Centralzelle, *h* Hals, *m* Mündung, geschlossen; die Zellen des axilen Stranges beginnen zu verschleimen (Präparat nach dreitägigem Lieg Glycerin); rechts unten der Mündungstheil des Halses eines befruchteten Archegoniums mit dunkelroth ge Zellwänden.

zelle des Sprosses, eine Querwand *mm'* hat die eiförmige Mutterzelle bereits getrennt und eine zweite schiefe Wand *aa* hat diese in eine untere und o getrennt; jene erzeugt durch weitere Theilungen den Stiel oder Fuss des Ar goniums, aus der oberen geht Bauch und Hals desselben hervor. Indem d Scheitelzelle an Umfang und zumal an Höhe beträchtlich zunimmt, entstehen nächst nach einander drei schiefe Längswände (1,1—2,2—3,3 in der Fi sichtbar), durch welche eine axile, oben breitere emporgewölbte Zelle, umg von einer dreizelligen Wand, hergestellt wird (vergl. Fig. 234 *C* im Querschn Eine Querwand trennt nun den oberen Theil der axilen Zelle wie einen Deckel

rend der untere nun von diesem und den seitlichen ganz eingeschlossen ist. hierher stimmen die Angaben Kühn's mit denen Leitgeb's für das Archegonium Radula; während aber nach letzterem die Centralzelle sowohl die Eizelle als axilen Strang der Canalzellen erzeugt, indem die obere nur die Deckzellen Halses und die drei seitlichen die Wandung des Bauches und Halses bilden, dagegen nach Kühn die obere Zelle als Scheitelzelle fortwachsen, in ihr nach nach neue Etagen von je drei seitlichen Zellen entstehen und durch eine rtheilung eine neue Canalzelle abgeschnitten werden. Da sich die Abbildungen n's indessen auch mit den Angaben Leitgeb's für Radula vereinigen lassen, so man vielleicht annehmen, dass eine erneute Untersuchung auch hier ergeben de, dass nach Abtrennung der ersten Deckzelle die axile Reihe ganz aus der ralzelle, die Bauch- und Halswand ganz aus den drei ersten Seitenzellen stehen; es würde so eine grössere Uebereinstimmung mit den Vorgängen nicht bei den Lebermoosen, sondern auch bei den höheren Kryptogamen zu Tage en.

3) **Das Sporogonium**, welches aus der befruchteten Eizelle entsteht, er- t bei Sphagnum seine fast volle Entwickelung innerhalb des lebhaft mitwach- n Archegoniumbauches, der sich zur Calyptra umbildet; bei den übrigen moosen wird aber die Calyptra meist lange von der Ausbildung der Sporen- l durch das sich streckende Sporogonium an ihrer Basis von der Vaginula rissen und (mit Ausnahme von Archidium und Verwandten) als Mütze empor- ben. Der Hals des Archegoniums, dessen Wände sich tief rothbraun färben, t noch lange Zeit den Scheitel der Calyptra. Das Sporogonium aller Laub- e besteht aus einem Stiel (der Seta) und dem Sporenbehälter (Kapsel, Urne); ere ist aber bei Sphagnum, Andreaea und Archidium sehr kurz, in den n anderen Fällen lang oder sehr lang und mit seiner Basis dem Gewebe des es eingepflanzt, welches nach der Befruchtung unter und neben dem Arche- m wuchernd einen scheidenartigen Wall, die Vaginula, bildet; auf ihrer ren Böschung sieht man noch oft die unbefruchteten Archegonien, da in r Blüthe meist nur eines befruchtet wird oder doch nur das zuerstbefruchtete n Embryo vollständig ausbildet. — Die Kapsel besitzt bei allen Laubmoosen aus mehreren Zellschichten gebildete Wandung mit deutlicher Epidermis, he zuweilen Spaltöffnungen erzeugt; niemals wird das ganze innere Gewebe Sporenbildung verwendet, wenn auch bei Archidium später durch die Sporen ngt; innen bleibt ein grosser Theil des mittleren Gewebes als sogen. Colu- übrig, in deren Umfang die Sporenmutterzellen entstehen. Der Bau der ildeten Kapsel, und zumal die zum Zweck der Sporenaussaat getroffenen htungen, sind aber bei den Hauptabtheilungen der Laubmoose so verschie- dass es besser ist, sie im Einzelnen näher zu betrachten, und diess um so , als wir dadurch zugleich die Charakteristik der grösseren natürlichen matischen Gruppen gewinnen werden.

Weniger verschieden ist, wie zu erwarten, die erste Anlage des Sporogo- das befruchtete Ei umkleidet sich zunächst mit einer Zellhaut, wächst deutend heran und theilt sich dann durch eine (horizontale? oder) schwach e Wand; bei Bryum argenteum theilt sich nach Hofmeister die obere (dem gekehrte) Zelle noch 1—2mal durch Querwände, erst dann erfolgt die e schiefe Theilung der Scheitelzelle, die bei Phascum, Funaria, Andreaea,

Fissidens schon in der oberen der beiden ersten Theilzellen eintritt. Die S zelle bildet nun durch alternirend geneigte Scheidewände zwei Reihen v menten, die zunächst durch radiale senkrechte Wände getheilt werden nun weitere, zumal zahlreiche Quertheilungen folgen. So wird das junge gonium am Scheitel fortwachsend in einen meist spindelförmigen vie Körper verwandelt, dessen unteres Ende sich an dem Längenwachsthu betheiligt. Eine Anschwellung dieses unteren Endes, wie sie bei den moosen gewöhnlich vorkommt, bei Sphagnum und Archidium st Sporenbehälter entsteht durch e terhalb des unthätig werdenden S des Sporogoniums eintretende k eiförmige, cylindrische, oft un: trische Anschwellung, die b typischen Laubmoosen erst n. Streckung des spindelförmige cylindrischen Sporogoniums ur Emporhebung der Calyptra : wird. Die innere Differenzirun anfangs homogenen Gewebekörp fert die mannigfaltigen Gewebe gen, durch welche die Urne de moose ausgezeichnet ist, und b die Sporenmutterzellen, die sich Sporenbildung isoliren und c 4 Sporen durch Theilung bilden. wird im Inhalt der Mutterzel Zweitheilung angedeutet, abe nicht ausgeführt, indem die Vier sofort eintritt. Die Vorbereitu Sporenbildung erfolgt innerhal selben Kapsel überall gleichzeit reifen Sporen sind rundlich ode drisch, mit einem dünnen, feingra Exospor umgeben, welches g bräunlich, purpurn gefärbt ist. Protoplasma enthalten sie Chl und Oel. Ihre Grösse ist bei Archidium, wo nur 16 in einer Kapsel sich etwa $^1/_5$ Mill., bei der hochausgebildeten Dawsonia kaum $^1/_{200}$ Mill. (Sc Die Sporen bleiben trocken aufbewahrt oft lange keimfähig, im Feuchten sie oft nach wenigen Tagen, bei Sphagnum nach 2—3 Monaten.

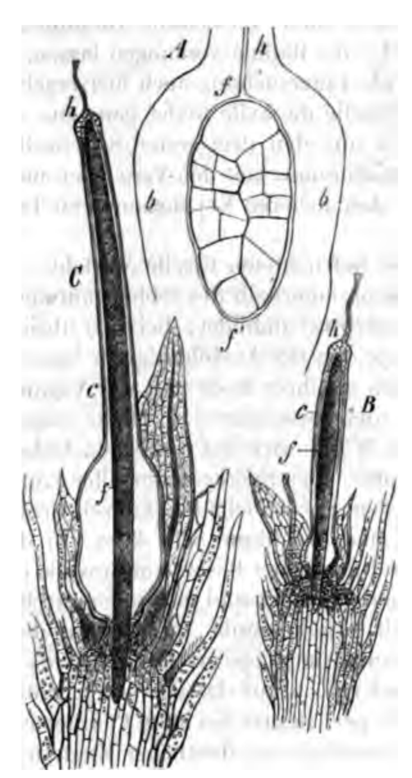


Fig. 236. Funaria hygrometrica: *A* Anlage des Sporogoniums *ff'* im Bauche *b b* des Archegoniums (optischer Längsschnitt, 500). — *B*, *C* verschiedene weitere Entwickelungsgrade des Sporogoniums *f* und der Calyptra *c*; *h* Hals des Archegoniums (ungefähr 40mal vergr.).

Die zur Ausbildung des Sporogoniums nöthige Zeit ist bei den versch Arten sehr verschieden, aber im Verhältniss zur Kleinheit des Körpers, es sich handelt, meist sehr lang. Die Pottien blühen im Sommer und rei Sporen im Winter, die Funarien blühen beständig und haben beständig S nien in allen Entwickelungsgraden, sie brauchen wahrscheinlich 1—2 Phascum cuspidatum entwickelt sich im Herbst aus seinem unterirdischer

nirenden Protonema und reift seine Sporen in wenigen Wochen vor dem Winter. Dagegen blühen die Hypnen der Sümpfe (H. giganteum, cordifolium, cuspidatum, nitens u. a.) im August und September und reifen ihre Sporen im Juni des nächsten Jahres, sie brauchen oft 10 Monate zur Ausbildung ihrer Sporogonien; H. cupressiforme hat im Herbst gleichzeitig Blüthen und reife Sporen, braucht also ein Jahr, ebensolange brauchen manche Bryum und Philonotis, auch manche im Mai und Juni blühende Polytrichen (Klinggräff, Bot. Zeitung 1860, p. 344).

Die Classe der Laubmoose kann naturgemäss eingetheilt werden in vier gleichwerthige, neben einander stehende Gruppen

1) Sphagnaceen,
2) Andreaeaceen,
3) Phascaceen,
4) Echte Laubmoose (Bryinae),

von denen 1) nur eine Gattung, 2) und 3) nur wenige Gattungen, 4) alle übrigen ungemein zahlreichen Gattungen umfasst; die ersten 3 Gruppen erinnern in mancher Hinsicht an die Lebermoose, selbst die echten Laubmoose beginnen ihre Reihe mit einigen Gattungen, die noch Anklänge an jene zeigen; die niedrigsten Formen aller Gruppen zeigen manche Aehnlichkeiten, die den höchstentwickelten fehlen, es sind also 4 divergirende Reihen.

1) Die Sphagnaceen[1]) umfassen nur die eine Gattung: Sphagnum, wenn die Sporen im Wasser keimen, so entwickeln sie ein verzweigtes Protonema, an welchem die Blatt-

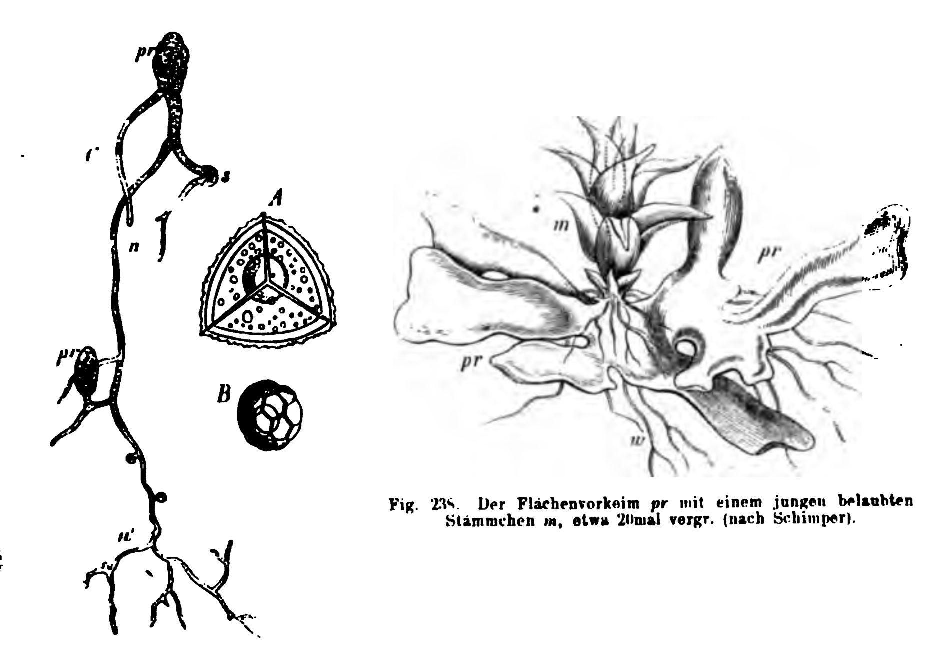


Fig. 238. Der Flächenvorkeim *pr* mit einem jungen belaubten Stämmchen *m*, etwa 20mal vergr. (nach Schimper).

Fig. 237. Sphagnum acutifolium nach Schimper: *A* eine grosse Spore, vom Scheitel aus gesehen; *B* eine Mikrospore; *C* ein Protonema, *n*, *n'* aus der Spore *s* entstanden, bei *pi* die Anfänge junger Pflanzen.

knospen unmittelbar seitlich erscheinen (Fig. 237 *C*); auf fester Unterlage dagegen bildet das kurze Protonema zunächst einen sich verzweigenden Flächenvorkeim (Fig. 238), auf welchem,

1) W. P. Schimper: Versuch einer Entwickelungsgeschichte der Torfmoose. Stuttgart 1858 (mit vielen prachtvollen Tafeln).

(ähnlich wie bei Tetraphis) die Blattknospen hervortreten; die beblätterten Stengel erzeugen nur in ihrer Jugend feine Wurzelhaare, die reiche Protonemabildung echter Laubmoose fehlt ihnen gänzlich. — Der erstarkte Stamm bringt seitlich neben jedem vierten Blatt einen Zweig hervor, der sich schon in frühester Jugend wieder mehrfach verzweigt; es entstehen also regelmässig gestellte Zweigbüschel, die am Gipfel des Stammes ein Köpfchen bilden, tiefer abwärts aber weiter aus einander rücken. Die einzelnen Zweige entwickeln sich in verschiedener Weise; unter dem Gipfel tritt jedes Jahr nach der Fruchtreife einer hervor, der sich dem Hauptstamme gleich ausbildet und neben dessen Fortsetzung emporwächst, so dass der Stamm jährlich eine falsche Gabeluug bekommt; durch langsam von unten her fortschreitendes Absterben der Pflanzen werden diese Innovationssprosse später abgetrennt und selbständige Pflanzen. Von den Zweigen jedes Büschelastes dagegen wenden sich einige abwärts, sie werden lang und dünn, fein zugespitzt und legen sich dicht an den Hauptstamm abwärts an, eine dicht anliegende Hülle um ihn bildend; andere Zweige jedes Büschels wenden sich auswärts und aufwärts. — Die mit breiter Basis dem Stamm und den Zweigen aufsitzenden, meist nach der Divergenz $^2/_5$ geordneten Blätter sind zungenförmig oder vorn zugespitzt und, mit Ausnahme der ersten am jungen Stamm, aus zweierlei, regelmässig angeordneten Zellen zusammengesetzt; das junge Blatt besteht selbstverständlich aus gleichartigem Gewebe, bei der weiteren Ausbildung differenziren sich aber die Zellen der nervenlosen Lamina in grosse, weite, ungefähr lang rhombische und in enge, schlauchartige, die zwischen jenen hinlaufen, sie begrenzen und unter sich netzartig verbunden sind; sie sind zwischen jenen gewissermaassen eingeklemmt; die grossen Zellen verlieren ihren gesammten Inhalt, erscheinen daher farblos, ihre Wände zeigen unregelmässige, weitläufig gewundene schmale Schraubenbänder, ausserdem grosse Tüpfel, deren jedes mit einer Verdickungsleiste umrandet ist, während die das Tüpfel verschliessende Hautstelle resorbirt wird; so entstehen grosse, meist kreisrunde Löcher in der Membran der farblosen Zellen. Die dazwischen liegenden schlauchförmigen, engen Zellen behalten ihren Inhalt, bilden Chlorophyllkörner und stellen also das ernährende Blattgewebe dar, dessen Gesammtfläche aber geringer ist, als die des farblosen Gewebes (Fig. 240). — Die Axen bestehen aus drei Gewebeschichten, deren innerste einen axilen Cylinder dünnwandiger, farbloser, parenchymatischer langgestreckter Zellen darstellt; er ist umhüllt von einer Schicht dickwandiger, getüpfelter, in den Wänden braun gefärbter, fester (verholzter?) prosenchymatischer Zellen; das Hautgewebe der Axen endlich besteht aus 1—4 Schichten sehr weiter, dünnwandiger, inhaltsloser Zellen, die bei Sph. cymbifolium ähnlich denen des Blätter Spiralfasern und runde Löcher besitzen (vergl. Fig. 70, p. 84). Diese farblosen Zellen, sowohl der Blätter als der Hautschicht des Stammes



Fig. 239. Sphagnum acutifolium nach Schimper; Stammstück unterhalb des Gipfels; *a* die männlichen Zweige, *b* Blätter des Hauptstammes, *ch* Perichaetialäste mit alten, noch eingeschlossenen Sporogonien (5—6mal vergr.).

und der Zweige, dienen der Pflanze als Capillarapparate, durch welche das Wasser der Sümpfe, auf denen sie wächst, emporgehoben und den Gipfeltheilen zugeleitet wird; daher kommt es, dass die beständig aufwärts wachsenden Sphagnen, auch dann, wenn ihre Rasen schon hoch über dem Niveau des Wassers stehen, doch bis zum Gipfel hinauf schwammartig durchwässert sind.

Die Archegonien und Antheridien entstehen auf Zweigen der Büscheläste, so lange diese noch dem Gipfel des Hauptstammes nahe sind, dem Köpfchen des Gipfels angehören. Die Blüthezeit fällt meist in den Herbst und Winter, ohne indessen ausschliesslich darauf beschränkt zu sein. Antheridien und Archegonien sind immer auf verschiedene Zweige vertheilt, zuweilen auch diöcisch, und in diesem Falle bilden männliche und weibliche Pflanzen abgesonderte grössere Rasen. Wenn während der Ausbildung der Sporogonien bei trockenem Wetter kein weiteres Wachsthum des Hauptstammes eintritt, so findet man diese später noch an dem Gipfelköpfchen vor, erfolgt aber bei hinreichendem Wasservorrath starkes

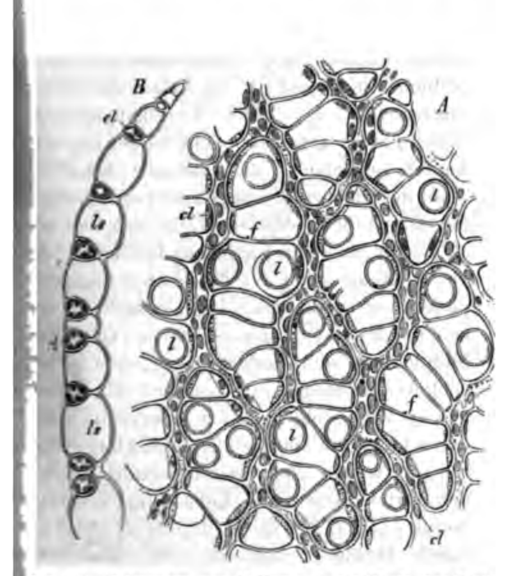


Fig. 240. Sphagnum acutifolium: *A* ein Theil der Blattfläche von oben gesehen, *cl* chlorophyllhaltige schlauchförmige Zellen; *f* die Schraubenbänder, *l* die Löcher der leeren, grossen Zellen. — *B* Querschnitt des Blattes; *cl* die chlorophyllhaltigen, *ls* die grossen, leeren Zellen.

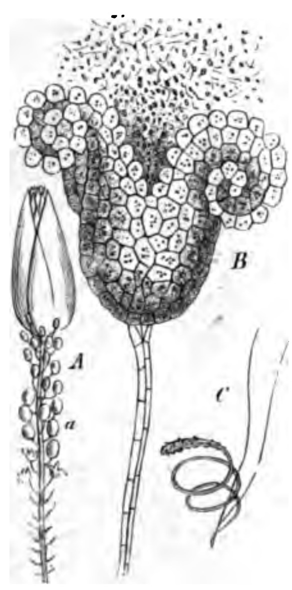


Fig. 241. Sphagnum acutifolium: *A* ein männlicher Zweig, theilweise entblättert, um die Antheridien *a* zu zeigen; *B* ein geöffnetes Antheridium sehr stark vergr.; *C* freies, bewegliches Spermatozoid (nach Schimper).

Längenwachsthum, so rücken die fertilen Zweige aus einander und erscheinen tiefer am Stamm, die Sporogonien und älteren Antheridienkätzchen sind also von dem Gipfel entfernt, obgleich sie zur Blüthezeit diesem nahe standen. Die antheridientragenden Zweige zeichnen sich gewöhnlich schon äusserlich durch ihre dicht gedrängten, schöne Orthostichen oder schraubige Parastichen bildenden Blätter aus, die sich dachziegelartig decken und häufig gelb, schön roth oder besonders dunkelgrün gefärbt sind und daran leicht erkannt werden (Fig. 239 *a*, *a*). Die Antheridien stehen am ausgebildeten Spross n e b e n den Blättern, da sie niemals gipfelständig sind und nur im mittleren Theil des männlichen Zweiges neben jedem Blatte eins steht, so kann dieser am Gipfel später fortwachsen und in einen gewöhnlichen Flagellenast übergehen. Schon durch diese Stellung der Antheridien, noch mehr durch deren rundliche Form und den langen Stiel, sind die Sphagneen manchen Jungermannieen ähnlich; die Art, wie sie sich öffnen (s. die Fig. 241) erinnert ebenfalls mehr an die Lebermoose, als an die Laubmoose. — Die Archegonien entstehen auf dem

stumpfen Ende des weiblichen Zweiges, dessen obere Blätter eine knospenartige Hi
den; innerhalb dieser sind aber zur Befruchtungszeit noch die jungen Perichaetia
enthalten, die sich später weiter entwickeln. Die Archegonien gleichen vollständi
der übrigen Laubmoose, meist werden ihrer mehrere in einem Perichaetium befi
aber nur eines bringt sein Sporogonium z
bildung. Diese findet innerhalb des Pe
tiums statt; erst dann erhebt sich der Gi
Zweiges, um zu einem langen nackten
auszuwachsen und das in seiner Calyp
findliche Sporogonium hoch über das Pe
tium emporzuheben; dieses sogen. Pse
dium darf also durchaus nicht mit d
anderer Moose verwechselt werden. Fig
zeigt das innerhalb der Calyptra entv
Sporogonium im Längsschnitt, fast rei
unterer Theil bildet einen dicken Fuss,
das zur Vaginula umgebildete Ende des I
podiums eingesenkt ist. Zur Anlage der S
mutterzellen wird eine kugelkappen
Zellenschicht unter dem Scheitel der ku
Kapsel verwendet; der darunter befi
Theil des inneren Gewebes bildet eine n
ungefähr halbkugelige Säule, die man au
als Columella (Mittelsäulchen) bezeichn
gleich sie sich von der der echten Lau
dadurch unterscheidet, dass sie nicht l
Scheitel der Kapsel emporreicht. — Die S
bildung aus den Mutterzellen gleicht
echten Laubmoose; es kommen aber
den gewöhnlichen (grossen) Sporen in
deren kleineren Sporogonien noch kleine
ren vor, welche einer weitergehenden T
der Mutterzellen ihre Entstehung ve
(vergl. Fig. 237 *B*). Die Sporenkapsel öff
durch Ablösung eines Deckels, des
Segments der Kugel, welches zuweilen
stärkere Convexität sich auszeichnet

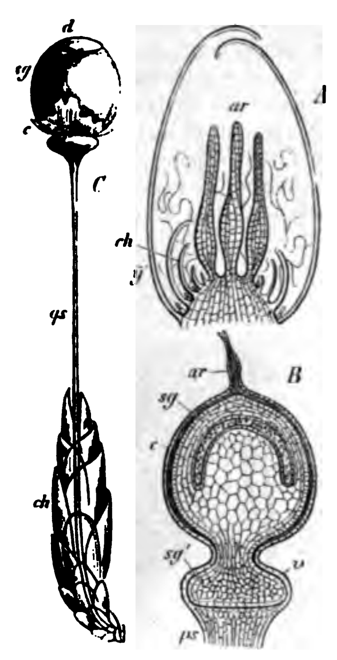


Fig. 242. Sphagnum acutifolium: *A* Längsschnitt der weiblichen Blüthe, *ar* Archegonien, *ch* Perichaetialblätter, noch jung, *y* die letzten Blätter des sogen. Perigynium. *B* Längsschnitt des Sporogoniums *sg*, dessen breiter Fuss *sg'* in der Vaginula *v* steckt, während die Kapsel von der Calyptra *c* umgeben ist, auf dieser Archegoniumhals *ar*. *ps* das Pseudopodium. — *C* Sphagnum squarrosum, reifes Sporogonium *sg* mit dem Deckel *d*, der zerrissenen Calyptra *c*; *qs* das gestreckte Pseudopodium aus dem Perichaetium *ch* hervorwachsend (nach Schimper).

Calyptra, welche das heranwachsende Sporogonium als feine Hülle dicht umgiebt
unregelmässig zerrissen.

2) Die Andreaeaceen[1], sind rasenbildende, kleine, reich beblätterte und ver
Moose, deren sehr kurz gestielte Kapsel, ähnlich wie bei den Sphagnen, auf eine
losen Pseudopodium über das Perichaetium emporgehoben wird. Die längliche, ob
spitzte Kapsel hebt die Calyptra wie bei den echten Laubmoosen als spitzes Mützc
por, während die kurze Seta in der Vaginula verborgen bleibt. — Der Körper des
Sporogoniums gliedert sich in ein mehrschichtiges Wandungsgewebe, welches die
Schicht der Sporenmutterzellen ohne zwischenliegenden Hohlraum umgiebt und ei
trale Gewebemasse, die Columella; ähnlich wie bei den Sphagnen bildet die
erzeugende Zellschicht eine oben geschlossene Glocke, unter welcher die Columella
Die reife Kapsel öffnet sich nicht durch einen Deckel, sondern durch vier Längsrisse

1) Zur Entwickelungsgesch. der Andreaeaceen von J. Kühn. Leipzig 1870

Seiten; es entstehen so vier am Scheitel und an der Basis verbundene Klappen, welche sich bei feuchtem Wetter schliessen, bei trockenem wieder öffnen.

3) Die **Phascaceen** sind kleine Moose, deren niedrige Stengel bis zur Sporenreife dem Protonema aufsitzen; sie können als die niedrigste Stufe der folgenden Gruppe betrachtet werden, zu welcher die Gattung Phascum den Uebergang macht; sie unterscheiden sich aber sämmtlich dadurch, dass ihre Sporenkapsel sich **nicht** durch einen Deckel öffnet, sondern, durch Verwesung zerstört, die Sporen entlässt. Während die Gattung Phascum und Ephemerum[1]) die innere Differenzirung der Sporenkapsel in einer den echten Laubmoosen wesentlich entsprechenden Weise, wenn auch in einfacheren Abstufungen zeigt, weicht die Gattung Archidium schon bedeutender ab. Sie mag als interessante Uebergangsform etwas näher betrachtet werden[2]). Der sehr kurze Stiel des Sporogoniums schwillt ähnlich wie bei den Sphagnen, und selbst an die Lebermoose erinnernd, an; die rundliche Kapsel sprengt die Calyptra seitwärts ab, ohne sie als Mütze emporzuheben. Mit den echten Laubmoosen

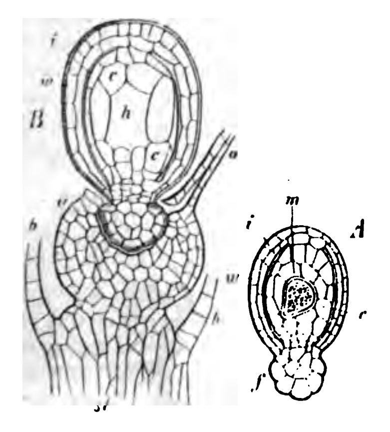


Fig. 243. Archidium phascoides: *A* Längsschnitt des jungen Sporogoniums, die Mutterzelle *m* der Sporen zeigend; *B* Längsschnitt durch das junge Sporogonium sammt der Calyptra und Vaginula; Fuss des Sporogoniums, *w* Wand der Kapsel, *i* der Intercellularraum, *c* Columella, *h* Höhlung, aus welcher die Sporenmutterzelle in *B* herausgefallen; *v* Vaginula, *st* Stamm, *b* Blätter; *a* Archegoniumhals (nach Hofmeister). 200.

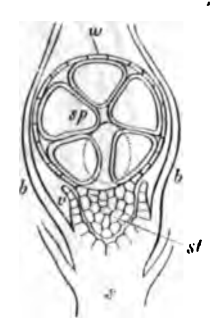


Fig. 244. Archidium phascoides, Längsschnitt durch ein fast reifes Sporogonium, dessen Wandung *w*, dessen Sporen *sp*; *v* die Vaginula, *b* Blätter des Stammes *s* (nach Hofmeister). 100.

stimmt Archidium darin überein, dass in der Kapsel ein ihrer Seitenfläche parallel verlaufender Intercellularraum entsteht, der die Wandung von der inneren Gewebemasse abtrennt; letztere erscheint als eine am Fuss und Scheitel in die Kapselwand übergehende Säule. Während nun aber bei den echten Laubmoosen eine jenem Intercellularraum gleichlaufende Zellschicht der letzteren die Sporenmutterzellen producirt, ist es hier eine einzige in der inneren Gewebemasse excentrisch liegende Zelle, welche zur Urmutterzelle aller Sporen wird (Fig. 243 *A*); sie schwillt beträchtlich an und verdrängt ihre Nachbarn, bis sie frei in der Kapselhöhle liegt; sie theilt sich in vier Zellen, deren jede ihrerseits 4 Sporen producirt. Die Membran der Urmutterzelle bleibt erhalten, während die 16 Sporen heranwachsen und den ganzen Raum der Kapsel, deren innere Zellschicht ebenfalls aufgelöst wird, erfüllen (Fig. 244).

---

1) J. Müller in Jahrb. f. wiss. Bot. 1867. Bd. VI, p. 237.

2) Hofmeister in Bericht d. K. Sächs. Ges. d. Wiss. 1854. 22. April.

4) Bei den echten Laubmoosen (Bryinae) ist das Sporogonium immer (meist lang) gestielt; der Stiel (Seta) cylindrisch, unten stumpf zugespitzt, der Vaginula eingekeilt; die Sporenkapsel öffnet sich immer durch Abwerfen ihres oberen Theils als Deckel (Operculum); dabei löst sich dieser entweder einfach von dem unteren Theil der Urne glatt ab, oder eine Ringschicht von Epidermiszellen wird durch Quellung ihrer inneren Wände als sogen. Annulus abgeworfen und so der Deckel von der Urne getrennt. Ganz gewöhnlich erscheint der Rand der Urne nach dem Abwerfen des Deckels mit einer oder 2 Reihen geordneter Anhängsel von sehr regelmässiger und zierlicher Form besetzt; die einzelnen Anhängsel werden als Zähne und Cilien, ihre Gesammtheit als Peristom bezeichnet; fehlt das letztere, so heisst die Urne nacktmündig. — Die Kapsel des Sporogoniums ist anfangs eine solide, homogene Gewebemasse; die Differenzirung ihres Inneren beginnt mit der Bildung eines ringförmigen Intercellularraums, der die aus mehreren Zellschichten bestehende Kapselwand abtrennt; letztere bleibt aber unten und oben mit dem Gewebe der Basis und des Scheitels der Columella in Verbindung; der Intercellularraum wird von Zellreihen durchsetzt, welche von der Kapselwand zur inneren Gewebemasse hinübergespannt sind; sie gleichen meist

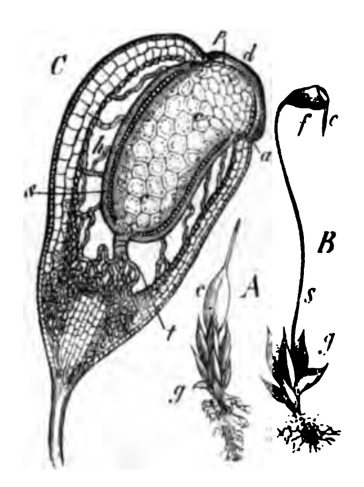


Fig. 245. Funaria hygrometrica; *A* ein belaubtes Stämmchen *g*, mit der Calyptra *c*; *B* eine Pflanze *g* mit dem fast reifen Sporogonium, dessen Seta *s*, Kapsel *f*, Calyptra *c*, *C* symmetrisch halbirender Längsschnitt der Kapsel; *d* Deckel, *a* Annulus, *p* Peristom, *c, c'* die Columella, *h* Luftraum, *s* die Urmutterzellen der Sporen; bei *A* ist das Gewebe der Columella gelockert in confervenartige Fäden verwandelt.

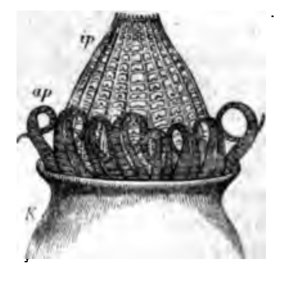


Fig. 246. Die Mündung der Urne von Fontinalis antipyretica 50mal vergr. nach Schimper; *ap* äusseres Peristom, *i* inneres Peristom.

protonematischen oder Algen-Fäden, sind aber durch blosse Differenzirung des Kapselgewebes entstanden. Sie enthalten gleich den inneren Zellschichten der Wandung Chlorophyllkörner; die äussere Schicht der Kapselwand bildet sich zu einer sehr charakteristischen, aussen stark cuticularisirten Epidermis aus. — Die dritte oder vierte Zellschicht der inneren Gewebemasse, welche also durch 2 oder 3 Zellschichten (die den Sporensack bilden) von dem ringförmigen Luftraum getrennt ist, liefert die Mutterzellen der Sporen; sie zeichnen sich zunächst durch ihre dichte Erfüllung mit Protoplasma, in welchem ein grosser centraler Kern liegt, aus und sind interstitienfrei mit dem umgebenden Gewebe parenchymatisch verbunden. Aus ihrer Theilung gehen die Sporenmutterzellen hervor, die sich durch Verflüssigung der Häute isoliren, und nun in dem mit Flüssigkeit erfüllten Raume des Sporensackes schwimmen, bis sie durch abermalige Theilung die Sporen selbst bilden. Als Sporensack bezeichnet man nämlich die Zellschichten, durch welche der grosse Luftraum von den Sporenmutterzellen getrennt wird; es erscheint zweckmässig, auch die den Sporen-

raum nach der axilen Seite hin (Fig. 247 *i*) begrenzenden Schichten mit zum Sporensack zu rechnen; seine Zellen enthalten beiderseits stärkebildende Chlorophyllkörner. Das innere chlorophyllarme, grosszellige Gewebe, welches also vom Sporensack rings umgeben ist, wird als Columella unterschieden. Bei dem Abwerfen des Deckels wird der Sporensack zerrissen, die Columella bleibt vertrocknend stehen und bei den Polytrichen bleibt ausserdem eine im Deckelraum horizontal ausgebreitete Zellschicht mit den Spitzen der Zähne verbunden, von diesen über die Oeffnung der Urne getragen, das Epiphragma.

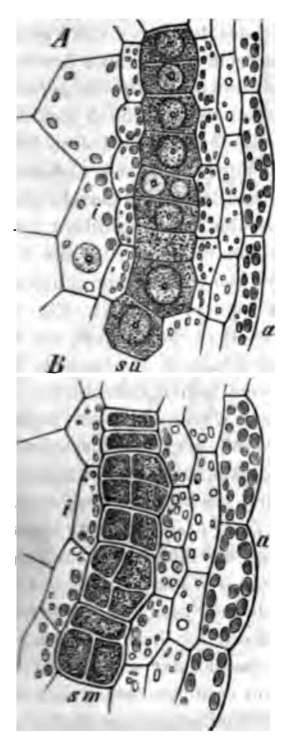


Fig. 247. Funaria hygrometrica: Querschnitte durch den Sporensack, bei *A* die Urmutterzellen *su*, bei *B* die noch nicht isolirten Sporenmutterzellen *sm* umfassend; *a* Aussenseite, *i* Innenseite des Sporensackes (550).

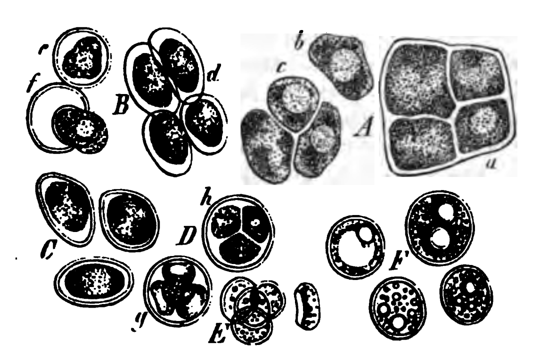


Fig. 248. Entwickelung der Sporen von Funaria hygrometrica, in sehr verdünntem Glycerin beobachtet; *A* Mutterzellen, bei *a* noch vereinigt, bei *b* und *c* beginnende Isolirung; *B* isolirte und mit Zellhaut umkleidete Mutterzellen, bei *f* den Protoplasmakörper entleerend; *C* Mutterzellen mit angedeuteter Vorbereitung zur Zelltheilung des Inhalts; *D* der Inhalt hat sich in vier Protoplasmaklumpen getheilt, diese noch umgeben von der Mutterzellhaut, sie selbst sind nackt; *E* die Sporen mit Zellhaut umhüllt; *F* reifende Sporen (550).

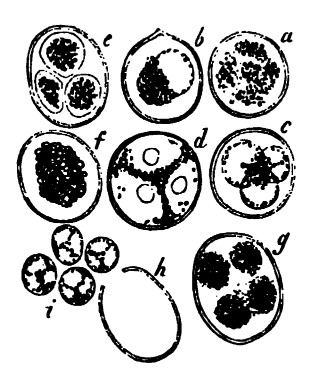


Fig. 249. Theilungszustände der Mutterzellen in Wasser beobachtet, fortschreitende Entwickelung nach den Buchstaben *a*—*i*.

Von den oben angedeuteten Structurverhältnissen müssen wir die Entstehung des Peristoms noch etwas näher in's Auge fassen. Bei den Gattungen, welche wie Gymnostomum kein Peristom bilden, ist das den Innenraum des Deckels erfüllende Parenchym gleichförmig und dünnwandig; es zieht sich bei der Reife der Kapsel vertrocknend im Grunde des Deckels, der wesentlich nur von der Epidermis gebildet wird, zusammen, oder es bleibt mit der Columella in Verbindung und stellt an deren Gipfel eine Verdickung dar, welche über die Oeffnung der Urne emporragt, oder es bildet eine Art Diaphragma, welches die Urnenmündung nach dem Abfallen des Deckels verschliesst (Hymenostomum). Den Uebergang zu den mit echtem Peristom versehenen Gattungen macht Tetraphis; hier fällt die feste

Epidermis des oberen conischen Theils der Kapsel als Deckel ab, während das ganze in ihm enthaltene Gewebe, dessen beide äussere Schichten dickwandig sind, kreuzweise in 4 Lappen spaltet; diese werden auch hier von den Systematikern als Peristom bezeichnet, obgleich ihre Entstehung und ihr Bau von dem des echten Peristoms bei den übrigen Gattungen weit abweicht. Mit Ausnahme der Polytrichaceen bestehen nämlich weder die Zähne, noch die Cilien aus Zellgewebe, sondern nur aus verdickten und verhärteten Stellen der Häute einer Zellschicht, welche durch einige zartwandige Zellschichten von der als Deckel abfallenden Epidermis getrennt ist; indem die letzteren sowohl als die zarten Stellen jener zerreissen und schwinden, bleiben nach dem Abfallen des Deckels die verdickten Wandstücke übrig. Ein Beispiel wird dieses klar machen; Fig. 250 stellt einen Theil des die Kapsel von Funaria hygrometrica symmetrisch halbirenden Längsschnittes dar, entsprechend der mit *a* bezeichneten Stelle bei Fig. 245 *C*; *e e* ist die auf der Aussenseite stark verdickte, rothbraun gefärbte Epidermis; an der Stelle, wo sie sich ausbuchtet, sind ihre Zellen eigenthümlich geformt, sie bilden den Ring (Annulus); *se* ist das zwischen der Epidermis der Urne und dem Luftraum *h* liegende Gewebe; dass grosszellige Gewebe *p* ist die Fortsetzung der Columella innerhalb des Deckelraums, bei *S* sieht man die obersten Sporenmutterzellen; gerade oberhalb des Luftraumes *h* erhebt sich nun die Zellenschicht, welche das Peristom bildet; ihre nach aussen gekehrten Wandungen *a* sind stark verdickt und schön roth gefärbt, die Verdickung setzt sich noch theilweise auf die Querwände fort; die auf der axilen Seite gelegenen Längswände derselben Zellschicht (*i*) sind ebenso gefärbt, aber weniger verdickt. Fig. 251 zeigt ferner einen Theil des Querschnitts durch den Basaltheil des Deckels; *r r* sind die unmittelbar über dem Ring gelegenen Epidermiszellen, den unteren Rand des Deckels bildend; *a* und *i* die verdickten Stellen der mit dem Deckel concentrischen Zellschicht, die das Peristom bilden. Ein Schnitt nahe dem Scheitel des Deckels würde statt der breiten Verdickungsmassen *i*, *i'*, *i''* nur den mittleren Theil der Innenwand, aber stärker verdickt zeigen. Stellt man sich nun vor, dass bei der Reife der Kapsel der Ring und Deckel abfallen, die Zellen *p* und die zwischen *a* und *e* (Fig. 250) liegenden Zellen schwinden, dass ebenso die dünnen Zellenhautstücke, zwischen *a*, *a'*, *a''* und zwischen *i*, *i'*, *i''* in Fig. 251 zerstört werden, so bleiben die rothen dicken Wandstücke allein übrig; sie bilden 16 Paar zahnartiger, oben zugespitzter Lappen, die in 2 concentrischen Kreisen den Rand der Urne krönen; die äusseren werden als Zähne, die inneren als Cilien bezeichnet. Die verdickten Zellen bei *t* in Fig. 250 verbinden die Basis der Zähne mit dem Rand der Urne. Je nachdem nun die das Peristom bildende Zellschicht im Querschnitt aus mehr oder weniger Zellen besteht, je nachdem innerhalb einer dieser Zellen eine oder zwei verdickte Zellen sich bilden, wird die Zahl der Zähne und Cilien wechseln; sie beträgt aber immer ein Multiplum von 4, gewöhnlich 16, 32. In vielen Fällen bleibt die Verdickung bei *i* weg, alsdann ist das Peristom einfach und nur von den Zähnen der äusseren Reihe gebildet. Häufig sind die Verdickungen bei *a* viel mächtiger als bei Funaria, die Zähne also dicker. Die verdickten Wandstellen können auch seitlich unter einander ganz oder stellenweise verschmelzen, dann bilden die Theile des Peristoms entweder unten oder oben eine Haut, die Zähne scheinen oben gespalten, das Endostom, statt aus Cilien, aus einem Gitter von Längs- oder Querleisten zusammengesetzt (Fig. 246) u. s. w. Es tritt hier eine Mannigfaltigkeit auf, deren Verfolgung selbst dem Anfänger leicht wird, wenn er sich das Princip klar gemacht hat. — Die innere und äussere Seite der Peristomzähne ist verschieden hygroskopisch, durch wechselnde Luftfeuchtigkeit krümmen sie sich daher bald einwärts, bald auswärts, zuweilen schraubig um einander (Barbula).

Die Polytrichen, zu denen die grössten und die vollkommensten Moose gehören, weichen im Bau ihrer Kapsel mehrfach von den übrigen ab. Die Zähne des Peristoms werden hier nicht bloss von einzelnen Membranstücken, sondern von Bündeln verdickter Faserzellen gebildet; diese Bündel sind hufeisenförmig, die aufwärts gerichteten Schenkel je zweier Bündel bilden zusammen einen der 32—64 Zähne. Eine die Spitzen der Zähne verbindende Zellenschicht *ep* (Fig. 252), bleibt nach dem Abfallen des Deckels und der Vertrocknung der be-

nachbarten Zellen als Epiphragma über der Urne ausgespannt. Der Sporensack ist bei manchen Arten, wie Polytr. piliferum, durch einen Luftraum von der Columella getrennt, der gleich dem äusseren Luftraum von confervenartigen Zellreihen durchsetzt wird. Bei den

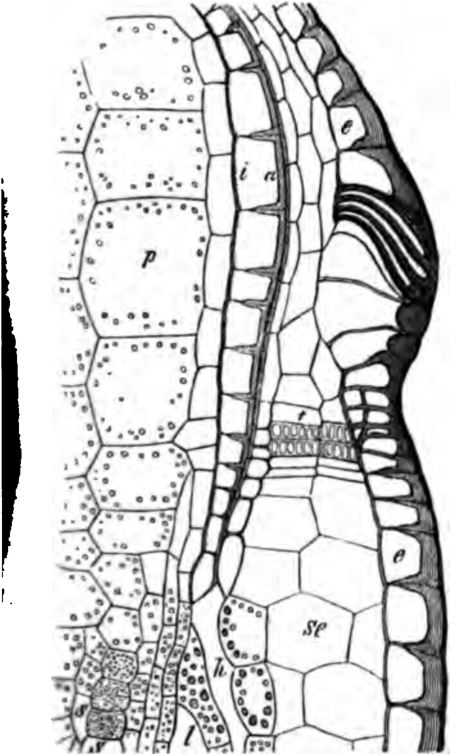


Fig. 250. Funaria hygrometrica. Theil des Längsschnitts der unreifen Kapsel.

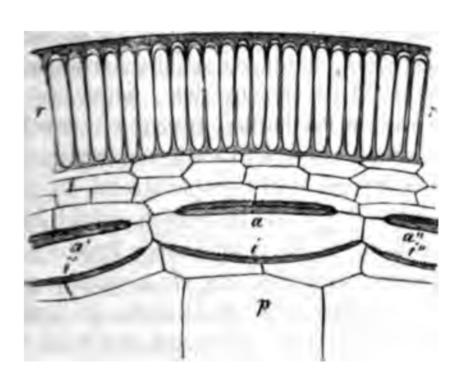


Fig. 251. Theil des Querschnitts durch den Deckel von Funaria hygrometrica (vergl. den Text).

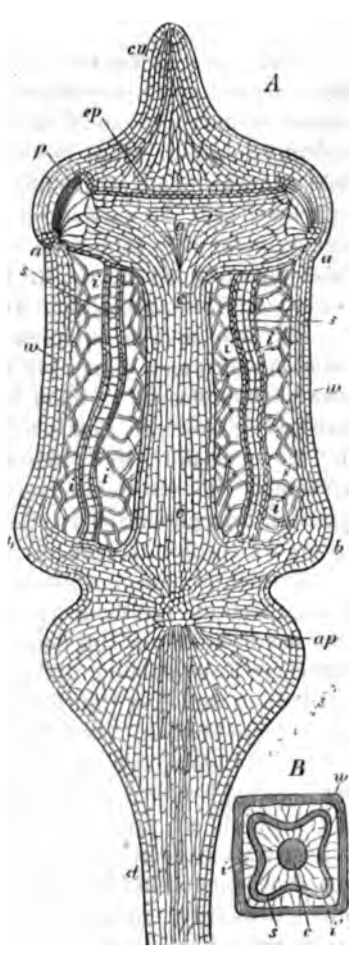


Fig. 252. *A* Längsschnitt der Kapsel von Polytrichum piliferum nach Lantzius-Beninga, 15mal vergr.; *B* der Querschnitt etwa 5mal vergr.; *w* Wandung der Kapsel, *cu* Deckel; *c c* Columella, *p* Peristom, *ep* Epiphragma, *a a* der Annulus; *i i* die Lufträume durchzogen von algenähnlichen Zellfäden, *s* Sporensack, die Urmutterzellen enthaltend; *st* die Seta, deren oberer Theil *ap* die Apophyse bildet.

meisten Polytrichen ist die Seta unter der Kapsel angeschwollen, eine Erscheinung, die in etwas anderer Weise bei der Gattung Splachnum sich wiederholt, wo sich dieser Theil zuweilen als flache Scheibe quer ausbreitet.

Vierte Gruppe.

Die Gefässkryptogamen.

Unter diesem Namen fassen wir die Farne, Schachtelhalme, Ophioglosseen, Rhizocarpeen und Lycopodiaceen in eine Gruppe zusammen. Wie bei den Muscineen gliedert sich auch hier der Entwickelungsprocess in zwei morphologisch und physiologisch scharf geschiedene Generationen: aus der Spore nämlich entsteht zunächst eine geschlechtliche Generation: aus dem befruchteten Archegonium derselben geht dann zweitens eine neue Pflanze hervor, die keine Geschlechtsorgane, wohl aber zahlreiche Sporen bildet; bei den Farnen und Equiseten sind diese unter sich gleichartig, die Rhizocarpeen und Lycopodiaceen erzeugen dagegen zweierlei Sporen, grosse und kleine, Macro- und Microsporen.

Die den Sporen entsprossene Geschlechtsgeneration bleibt bei den Gefässkryptogamen immer ein Thallus, sie erhebt sich niemals, wie bei den höher entwickelten Moosen zu einer Gliederung in Stamm und Blatt, bleibt klein und zart und schliesst ihr Leben mit beginnender Ausbildung der zweiten Generation ab; sie erscheint daher äusserlich als ein blosser Vorläufer der weiteren Entwickelung, als ein Uebergangsgebilde zwischen der keimenden Spore und der mannigfach gegliederten zweiten Generation; daher der Name Prothallium für die erste Geschlechtsorgane erzeugende Generation der Gefässkryptogamen.

Betrachtet man nun die fünf Classen in der oben aufgeführten Reihenfolge, so zeigt sich die merkwürdige und für weitere Betrachtungen wichtige Thatsache, dass das Prothallium von den Farnen bis zu den Lycopodiaceen hin eine immer einfachere Entwickelung und geringere morphologische Gliederung darbietet. Bei den Farnen und den Equiseten ist das Prothallium dem Thallus der niedrigsten Lebermoose ähnlich. Diese Prothallien wachsen zuweilen lange Zeit fort, sie enthalten viel Chlorophyll und bilden zahlreiche Wurzelhaare; nachdem sie so durch selbständige Ernährung hinreichend erstarkt sind, erzeugen sie die Archegonien und Antheridien, meist in grösserer Anzahl; dabei macht sich, obgleich aus gleichartigen Sporen hervorgegangen, bei diesen Prothallien bereits ein Streben zum Diöcismus geltend, wenn auch nicht selten beiderlei Geschlechtsorgane auf einem derselben entstehen. Bei den Rhizocarpeen und Lycopodiaceen dagegen ist die Scheidung der Geschlechter schon durch die zweierlei Sporen vorgebildet: die Macrosporen sind nämlich weiblich, insofern sie ein sehr kleines Prothallium entwickeln, welches ausschliesslich Archegonien, zuweilen nur ein einziges, producirt; das weibliche Prothallium der Rhizocarpeen tritt als kleines, im Innern angelegtes, später hervortretendes Anhängsel der grossen Spore auf und wird von dieser ernährt; bei den Selaginellen und Isoëten, die zu den Lycopodiaceen gehören, entwickelt sich dagegen das Prothallium in der Spore selbst, diese mit einem Gewebekörper erfüllend, nur die Archegonien treten durch Spalten der Sporenhaut zu Tage hervor. Die Microsporen dieser Abtheilung erzeugen die Spermatozoiden nach vorhergehenden endogenen Zellbildungen, die als ein rudimentäres Prothallium zu deuten sind.

)ie Archegonien der Gefässkryptogamen sind gleich denen der Muscineen bekörper, bestehend aus einem Bauchtheil, der die Eizelle umschliesst, einem aus vier Längsreihen zusammengesetzten (meist kurzen) Hals; eine hiedenheit der beiden Gruppen liegt darin, dass das Gewebe der Bauchwand von dem Prothallium selbst gebildet wird, der Archegoniumbauch also im be der ersten Generation eingeschlossen ist, während nur der Hals über lbe hervorragt. Hals und Centralzelle entstehen aus einer oberflächlichen des Prothalliums; der Protoplasmakörper der Centralzelle theilt sich auch in zwei ungleiche Portionen: die untere grössere verjüngt sich zur nackten rdialen Eizelle, während die obere kleine Portion (Canalzelle) sich zwi- die Zellreihen des Halses eindrängt und verschleimt (nachdem sie bei den n eine axile Zellreihe wenigstens andeutungsweise erzeugt hat: Strasburger); im Hals erzeugte Schleim quillt endlich beträchtlich auf, sprengt die vier telzellen des Halses und wird ausgestossen; so entsteht ein offener Canal, on aussen zum Ei hinführt, der ausgetretene Schleim scheint eine wichtige bei der Hinleitung der schwärmenden Spermatozoiden zur Halsöffnung zu n. Die Befruchtung wird überall durch Wasser vermittelt, dessen Zutritt ntheridien und Archegonien sich zu öffnen veranlasst und als Vehikel für die atozoiden dient Das Vordringen dieser letzteren bis zur Eizelle, selbst ihr tt in diese und ihre Verschmelzung mit dem Protoplasma derselben wurde schiedenen Classen direct beobachtet. Die Spermatozoiden sind, denen Muscineen ähnlich, schraubig gewundene Fäden mit meist zahlreichen feinen pern an den vorderen Windungen; sie entstehen in den bis jetzt bekannten aus einem peripherischen Theil des Protoplasmas ihrer kleinen Mutterzellen, ein centrales Protoplasmabläschen (Stärkekörner enthaltend) übrig bleibt, s einer hinteren Windung des Spermatozoids adhärirend von diesem oft tgeschleppt, vor dem Eintritt in's Archegonium aber abgestreift wird. Die rzellen der Spermatozoiden entstehen bei den Farnen und Equiseten in eridien, welche als rundliche Gewebekörper frei aus dem Prothallium hervor- , bei den Ophioglossen in dieses eingesenkt sind; unter den Rhizocarpeen t Salvinia ein aus der Microspore hervortretendes, sehr einfaches Antheridium, rend die Marsiliaceen und Selaginelliden ihre Spermatozoen innerhalb der spore selbst erzeugen, bei letzteren jedoch erst, nachdem sich in dieser ein elliger Gewebekörper gebildet hat, der als rudimentäres Prothallium zu n ist (Millardet).

Die zweite, ungeschlechtliche, Sporen erzeugende Genera- entsteht aus der befruchteten Eizelle im Archegonium; bei den Farnen, Equi- und Rhizocarpeen lassen schon die ersten Theilungen derselben, die Anlage rsten Wurzel, des ersten Blattes und des Stammscheitels erkennen, während ch ein seitlicher Gewebeauswuchs des Embryos, der sogen. Fuss, sich am d des Archegoniumbauches anlegt und dem Prothallium die erste Nahrung den Keim entzieht. — Der Bauch des Archegoniums wächst (wie es scheint nahme der Selaginelliden) anfangs lebhaft fort, den Embryo einhüllend, dieser endlich frei hervortritt, um aber noch einige Zeit den Fuss als Saug- n darin zu lassen. Dieses Verhalten bietet eine unzweifelhafte Analogie mit Bildung der Calyptra der Muscineen. Während jedoch die sporenerzeugende eration der Muscineen ein blosses Anhängsel der Geschlechtspflanze bleibt,

gewissermassen als Frucht derselben erscheint, entwickelt sich dagegen die entsprechende Generation der Gefässkryptogamen zu einer stattlichen, hoch organisirten, selbständigen Pflanze, die schon in früher Jugend von dem Prothallium sich frei macht und sich selbst ernährt. Diese zweite Generation ist es, was man gewöhnlich schlechthin ein Farnkraut, einen Schachtelhalm u. s. w. nennt, sie besteht jederzeit aus einem blättertragenden, meist zahlreiche echte Wurzeln erzeugenden Stamm; doch können die Wurzeln gelegentlich ganz fehlen, wie bei manchen Hymenophyllen, Psilotum und Salvinia. In vielen Fällen, zumal bei Farnen, Equiseten und (den vorweltlichen) Lycopodiaceen erreicht die sporentragende Generation grossartige Dimensionen bei unbegrenzter Lebensdauer, nur wenige Arten sind (wie Salvinia) einjährig.

Die Blätter sind entweder einfach, ungegliedert oder mannigfaltig verzweigt (Farne, Ophioglosseen); bei derselben Pflanze pflegt jedoch noch keine so grosse Mannigfaltigkeit der Blattformen durch Metamorphose aufzutreten, wie bei den Phanerogamen.

Die Wurzeln entstehen gewöhnlich in acropetaler Folge am Stamm (oder an Blattstielen, manche Farne) und verzweigen sich monopodial oder dichotomisch; sie bleiben unter einander gleichwerthig, niemals gewinnt die erste Wurzel die Bedeutung einer Pfahlwurzel wie bei vielen Phanerogamen.

Die Differenzirung der Gewebesysteme tritt bei dieser Pflanzengruppe zum ersten Male in grosser Vollkommenheit hervor; Epidermis, Grundgewebe und Fibrovasalstränge sind immer deutlich geschieden und in mannigfaltigen formen entwickelt. Die Fibrovasalstränge sind geschlossene, ihr Phloëm umgiebt meist wie eine Scheide den Xylemkörper des einzelnen Stranges.

Die Verzweigung des Stammes der Gefässkryptogamen ist bei den verschiedenen Classen sehr verschieden und wird bei diesen behandelt werden; hier sei nur bemerkt, dass axilläre Verzweigung in dem Sinne wie bei den Phanerogamen wahrscheinlich nicht vorkommt.

Die Erzeugung der Sporangien ist in den meisten Fällen deutlich eine Function der Blätter, in einigen Fällen (Pilularia) ist dieser Ursprung jedoch noch zweifelhaft. In ihrer Form und Umhüllung durch benachbarte Organe zeigen die Sporangien in dieser Gruppe beträchtliche Verschiedenheiten, innerhalb jeder Classe aber sind diese Verhältnisse sehr constant.

Es leuchtet nach allem bisher Gesagten ein, dass die Sporangien der Gefässkryptogamen zwar physiologisch, nicht aber morphologisch mit dem Sporogonium der Moose äquivalent sind; das letztere stellt für sich allein die ganze letzte Generation der Moose dar, während das Sporangium der Gefässkryptogamen ein verhältnissmässig kleiner Auswuchs eines Blattgebildes der aus Stamm, Blatt und Wurzel bestehenden zweiten Generation ist. Auch ist die Entstehung der Sporenmutterzellen hier eine andere als bei den Muscineen. Die Entstehung der Sporen selbst aus den Mutterzellen hat mehr Aehnlichkeit mit den entsprechenden Vorgängen der Muscineen. Die Mutterzellen isoliren sich auch hier aus dem ursprünglichen Gewebeverband und theilen sich in vier Sporen, wobei der Viertheilung gewöhnlich die Andeutung einer Zweitheilung vorausgeht. Der Unterschied der Macro- und Microsporen bei den Rhizocarpeen und Lycopodiaceen entwickelt sich erst nach der Viertheilung der Mutterzellen, die vorher für beiderlei Sporen gleichartig waren.

Die Gefässkryptogamen sind eine durch deutliche Verwandtschaftsbande zu- nmengehaltene Gruppe, die sich aber in fünf neben einander hinlaufende und 'ergirende Reihen oder Classen spaltet. Durch ihre Prothalliumbildung lehnen h zumal die Farne und Equiseten an die niedrigsten Entwickelungsstufen der scineen an, die Rhizocarpeen und Lycopodiaceen entfernen sich auch in dieser ziehung schon weit von der genannten Gruppe; sie vermitteln dafür durch ihre schlechtliche Fortpflanzung den Uebergang zu den Phanerogamen, von den orenpflanzen zu den Samenpflanzen, wie bei der allgemeinen Charakteristik ser gezeigt werden wird.

Der Nachweis dafür, dass die sogen. Moosfrucht das Sporogonium der Moose nach einer Stellung im Generationswechsel das Aequivalent der ganzen belaubten und bewur- zelten sporentragenden Pflanze der Gefässkryptogamen ist, wurde schon von Hofmeister 1851 (Vergleichende Untersuchungen p. 139) erbracht. Es ist diess in Verbindung mit den on ihm aufgedeckten Beziehungen der Lycopodiaceen zu den Coniferen eine der folgen- eichsten Entdeckungen, die jemals auf dem Gebiete der Morphologie und Systematik gemacht wurden. Die mit grossem Scharfsinn und tiefer Einsicht geführten Untersuchungen Pringsheim's und Hanstein's über die Entwickelung der Rhizocarpeen, Nägeli's und Leitgeb's über die Wurzeln der Gefässkryptogamen, Cramer's über das Scheitelwachsthum des Stammes der Equiseten und Lycopodien (denen sich neuere unter Nägeli's Leitung gemachte Arbeiten von Rees anschliessen), haben nicht nur zu einer tieferen Kenntniss dieser Pflanzen- gruppe beigetragen, sondern die morphologischen Fundamentalbegriffe überhaupt geklärt; seit dem Erscheinen der ersten Auflage des vorliegenden Buches wurden durch Millardet's Entdeckung des männlichen Prothalliums bei den Lycopodiaceen unsere Kenntnisse des Generationswechsels bereichert, durch die Arbeiten von Millardet, Strasburger und Kny die Entwickelung der Geschlechtsorgane und der Vorgang der Befruchtung selbst im Einzelnen [illegible] erforscht.

Zur vorläufigen Orientirung in dem nun vor uns liegenden Gebiete der Gefässkrypto- gamen diene zunächst folgende systematische Uebersicht.

Gefässkryptogamen.

Die Geschlechtsgeneration entwickelt sich aus den Sporen und ist ein Thallusgebilde von geringer Grösse; die Archegonien sind dem Prothallium mit dem Bauchtheile einge- senkt; die Spermatozoiden sind schraubig gewundene Fäden, am spitzen Vorderende gewöhnlich mit zahlreichen Wimpern besetzt. — Die zweite, aus dem befruchteten Ei im Archegonium entstehende Generation bildet die Sporen und differenzirt sich in Stamm, Blätter und Wurzeln; die Verzweigung des Stammes ist nicht axillär; das Gewebe differen- zirt sich in Epidermis, Grundgewebe und geschlossene Fibrovasalstränge; die Sporangien sind Producte der Blätter; die Sporenmutterzellen entstehen aus einer centralen Zelle oder einer Gewebemasse des Sporangiums und bilden durch Viertheilung (nach angedeuteter Zweitheilung) die Sporen.

I.
Isospore Gefässkryptogamen.

Es wird nur eine Art von Sporen erzeugt; das Prothallium vegetirt längere Zeit unab- hängig von der Spore und bildet Antheridien und Archegonien.

1) **Farne**: Prothallium oberirdisch, grün, monöcisch; Verzweigung des Stammes der Anlage nach wahrscheinlich dichotomisch, exogene Adventivknospen aus Blättern: die Sporangien sind Haargebilde der gestielten, meist grossen und verzweigten Blätter, die sich durch langdauerndes Spitzenwachsthum auszeichnen.

22*

2) Equiseten: Prothallium grün, oberirdisch, monöcisch oder diöcisch; Vei gung des Stammes ausschliesslich durch endogene quirlständige Seitenkno Blätter sehr einfach, quirlständig, Scheiden bildend; die Sporangien entstel mehreren am Rande metamorphosirter Blätter, die einen terminalen Fruch bilden.

3) Ophioglosseen: Prothallium in den beiden bekannten Fällen unterirdisch, grün, monöcisch; Verzweigung des Stammes findet, wie er scheint, nicht stat Blätter bilden aus scheidigem Grund eine gestielte Lamina; die Sporangiei stehen auf einer Auszweigung des Blattes, die eine Rispe oder Aehre bildet.

II.
Heterospore Gefässkryptogamen.

Es werden Macro- und Microsporen erzeugt; die Macrospore bildet das weibliche thallium, und ernährt dasselbe, letzteres wird niemals selbständig; die Microsporen l ein rudimentäres, nicht frei werdendes Prothallium, in welchem die Spermatozoide stehen.

4) Rhizocarpeen: Das weibliche Prothallium tritt aus dem Sporenraum herv bleibt mit seiner Unterseite der Macrospore angeheftet, seine Massenentwicl ist geringer als die der Spore. — Die Sporangien entstehen zahlreich im In hohler Behälter (Sporenfrüchte) und bilden entweder eine einzige Macrospor zahlreiche Microsporen. Die Sporenfrüchte sind Blattanhängsel.

5) Lycopodiaceen: Die Macrosporen sind nur bei zwei Abtheilungen, den ginellen und Isoëten bekannt; das Prothallium erfüllt hier den Raum der M spore und tritt nur mit dem Archegonien tragenden Theil hervor. — Endve gung des Stammes dichotomisch, oder es findet keine Verzweigung statt (Is — Die Sporangien entstehen auf der Oberseite, nahe der Basis der Blätter, ei die Macrosporangien bilden wenige Macrosporen, die Microsporangien zahl Microsporen.

Classe 6.

Die Farne [1]).

1) Die erste, geschlechtliche Generation, das Prothallium, i chlorophyllreicher, sich selbständig ernährender Thallus, dessen Entwick auffallende Aehnlichkeiten mit dem der einfacheren Lebermoose, z. Th. selb

---

1) H. v. Mohl: Ueber den Bau des Stammes der Baumfarne (Vermischte Schriften p Hofmeister: Ueber Entwickelung und Bau der Vegetationsorgane der Farne (Abhandl. d. l Sächs. Ges. d. Wiss. 1857. V.). — Derselbe: Ueber die Verzweigung der Farne (Jahrb. f Bot. III, 278. — Mettenius: Filices horti botan. Lipsiensis (Leipzig 1856). — Derselbe: die Hymenophyllaceen (Abhandl. der königl. Sächs. Ges. d. Wiss. 1864. VII.). — Wi Bot. Unters. (Braunschweig 1854). — Dippel: Ueber den Bau der Fibrovasalstränge i Berichte deutscher Naturf. u. Aerzte in Giessen 1865, p. 142). — Rees: Entwickelu Polypodiaceensporangiums (Jahrb. f. wiss. Bot. V. 5. 1866). — Strasburger: Befruchtu Farnkräuter (Jahrb. f. wiss. Bot. VII. p. 390, 1869). — Kny: Ueber Entwickelung de thalliums und der Geschlechtsorgane in den Sitzungsber. der Ges. naturf. Freunde in l 1868 am 21. Januar und 17. Novbr. — Kny: Ueber Bau und Entwickelung des Farn ridiums (Monatsber. der k. Akad. d. Wiss. Berlin 1869, Mai). — Kny, Beiträge zur Ent lungsgesch. der Farnkräuter, Jahrb. f. wiss. Botanik VII, p. 1.

n Vorkeimbildungen mancher Laubmoose erkennen lässt. Das Prothallium bildet ıfache, schlauchförmige, nicht gegliederte Wurzelhaare, endlich Antheridien und rchegonien: seine Entwickelung und Lebensdauer kann einen beträchtlichen itraum umfassen, zumal dann, wenn die Archegonien nicht befruchtet werden.

Bei der Keimung der Sporen, die gewöhnlich erst längere Zeit nach der Ausat, bei Osmunda jedoch schon nach wenigen Tagen beginnt, wird das cuticulasirte, meist mit Leisten, Buckeln, Stacheln oder Granulationen versehene Exoporium längs seiner Kanten zersprengt; das nun hervortretende Endosporium, icht selten schon jetzt durch Wände getheilt, erzeugt das Prothallium entweder nmittelbar, wie bei Osmunda oder nach vorläufiger Bildung eines fädigen Voreims, der bei den Hymenophyllaceen gewisse Aehnlichkeiten mit dem der Anreaeaceen und Tetraphiden unter den Moosen darbietet. Nur bei der eben enannten Familie, bei den Polypodiaceen, ferner bei Osmunda und Aneimia ist brigens die Entwickelung des Prothalliums genauer untersucht und namhafte erschiedenheiten, die sich dabei herausstellen, erfordern eine gesonderte Darellung.

Bei den Hymenophyllaceen wird der Inhalt der Spore schon vor der Keimung ı drei im Centrum zusammentreffende Zellen getheilt oder es werden, wie bei anchen Trichomanesarten, an drei peripherischen Puncten kleine Zellen abgeinitten, während eine grössere mittlere übrig bleibt. Die Zellen wachsen, das osporium sprengend, nach drei Richtungen hin in Keimschläuche aus, die an r Spitze sich verlängernd durch Querwände gegliedert werden, also Zellenfäden stellen, von denen aber gewöhnlich nur einer sich kräftiger entwickelt, während e anderen bald haarähnlich abschliessen; bei Hymenophyllum Tunbridgense jener nicht selten alsbald am Ende in eine Zellfläche über, bei anderen aber ldet er ein vielfach verzweigtes, confervenähnliches Protonema, an welchem ndenförmige Prothallien von 2—6 Linien Länge und $^1/_2$—$1^1/_2$ Linie Breite als tliche Sprossungen auftreten. Jede Zelle des Fadens kann einem Zweige den sprung geben, der hinter der vorderen Querwand hervortretend, alsbald durch ne Querwand abgegrenzt wird; manche dieser Zweige wachsen gleich dem ttterspross unbegrenzt fort, andere werden durch eine haarähnliche Bildung geschlossen, eine grössere Zahl bildet sich zu den genannten Flächengebilden , der grösste Theil aber entwickelt sich zu Wurzelhaaren, hin und wieder kann Anlage eines Fadenzweiges zu einem Antheridium oder selbst zu einem Archeium werden. Am Scheitel der Flächengebilde entstehen bei Trichomanes inn auf flaschenförmig ausgewachsenen Randzellen kugelige Zellen, die wahrnlich als Propagationsorgane zu deuten sind; nur die Randzellen der Flächenallien können zu Wurzelhaaren und neuen Protonemafäden, aber auch zu n Flächensprossen auswachsen. Die Wurzelhaare sind meist kurz, braundig, am Ende lappige Haftscheiben oder Zweigschläuche bildend.

Bei den Polipodiaceen und Schizaeaceen entwickelt sich das Endoium zu einem kurzen, gegliederten Vorkeimfaden, an dessen Ende schon früh ehr oder minder lebhaftes Breitenwachsthum eingeleitet wird; es entsteht e zunächst einschichtige Gewebeplatte, welche bald breite Herzform oder t Nierenform annimmt und in einer vorderen Einbuchtung den fortwachsen- Scheitel erkennen lässt; die Scheitelzelle desselben bildet nach rechts und ks durch Wände, welche auf der Fläche senkrecht stehen, zwei Segmentreihen,

aus deren Theilungen das Flächengewebe hervorgeht. Die Verjüngung der Sche telzelle ist jedoch eine begrenzte, sie findet ihren Abschluss im Auftreten ein Querwand, durch welche eine neue Scheitelzelle entsteht, die fortan dur longitudinale Wände sich theilt und so eine Reihe neben einander liegender Sche telzellen bildet, welche die Tiefe der Einbuchtung der Prothalliumplatte einnimn ähnlich wie am Thallus von Pellia. — Die Wurzelhaare sind sämmtlich seitlic Bildungen, zahlreich entspringen sie auf der Unterseite der hinteren Partie d Prothalliums, zwischen ihnen die Antheridien, die hier nur selten randständ sind. Die Archegonien entstehen ebenfalls auf der Unterseite, aber auf eine mehrschichtigen Polster hinter der vorderen Einbuchtung; bei Ceratopteris bild sich mehrere archegoniumtragende Polster.

Osmunda (von Kny genauer untersucht und mit den vorigen verglichen l. c unterscheidet sich von den Polypodiaceen und Schizaeaceen zunächst durch de Mangel des Vorkeims; das Endosporium erfährt sofort bei beginnender Keimun Flächentheilungen, eine hintere Zelle wird, wie bei den Equiseten zum erste Wurzelhaar, die folgenden Wurzelhaare entstehen aus Randzellen und auf de Unterseite von Flächenzellen des Prothalliums, dessen Scheitelwachsthum dem de Polypodiaceen ähnlich verläuft. Charakteristisch ist für Osmunda die mehr schichtige Mittelrippe, welche das bandförmige Prothallium vom hinteren End bis zum Scheitel durchzieht und beiderseits zahlreiche Archegonien producirt die Antheridien entspringen theils aus dem Rande oder aus der Unterseite de Fläche mit Ausschluss der Mittelrippe.

Gleich vielen frondosen Lebermoosen erzeugen auch die Prothallien der F Adventivsprosse aus einzelnen Randzellen; in besonders ergiebiger Weise gesch diess bei Osmunda, wo die Adventivsprosse sich auch ablösen und so als veget tive Propagationsorgane auftreten.

Die Prothallien zeigen eine Hinneigung zum Diöcismus, die sich auch da ausspricht, dass zuweilen ganze Aussaaten nur Antheridien tragende Prothalli hervorbringen (wie bei Osmunda regalis), während in anderen Fällen die Arch gonien später und spärlicher erscheinen, um von den Antheridien jüngerer Pro thallien befruchtet zu werden.

Die Antheridien sind ihrem morphologischen Verhalten nach Trichom sie entstehen ähnlich den Wurzelhaaren als Auswüchse der Randzellen o Flächenzellen des Prothalliums, bei den Hymenophyllaceen sogar auch an d protonematischen Fäden. Die Ausstülpung wird von der Mutterzelle meist du eine Querwand abgetrennt und schwillt sofort oder nach Bildung einer Stiel kugelig an; in manchen Fällen können die Spermatozoidzellen in dieser Kugel sofort entstehen, gewöhnlich aber erfährt dieselbe erst noch weitere Theilungen[1]

[1] Diese Theilungen finden in sehr merkwürdiger Art statt; in der halbkugelig vor wölbten Mutterzelle des Antheridiums entsteht bei Aneimia hirta eine gewölbte Wand, du welche sie in eine innere halbkugelige und eine äussere, diese glockenartig überdecke Zelle getheilt wird; letztere zerfällt dann durch eine ringförmige Wand in eine obere deck artige und eine untere hohlcylindrische Zelle; die ganze Wand besteht also aus zwei Zell Aehnlich ist es bei Ceratopteris; in anderen Fällen, wie bei Asplenium alatum bildet sich der halbkugeligen Mutterzelle des Antheridiums eine trichterförmige Wand, deren weit Umfang sich an die der Mutterzelle oben anlegt; der obere Theil der letzteren wird durch e ebene Querwand als Deckelzelle abgeschnitten; es können sich auch nach einander zw

h welche das Antheridium eine nur aus einer Zellschicht bestehende Wan- ; erhält, deren Zellen an der Innenwand Chlorophyllkörner bilden, während ;entralzelle des Antheridiums durch weitere Theilungen die Mutterzellen der matozoiden liefert, die nicht sehr zahlreich sind. Die Entleerung des reifen eridiums erfolgt durch ie Wasseraufnahme in Vandungszellen, die stark :hwellend den Inhalt ken, bis die Antheridien- dung am Scheitel zer- t; dort treten die Sper- ›zoidzellen hervor, aus n jeder sich ein drei- iermal korkzieherartig ge- denes Spermatozoid frei it; das feinere Vorder- ist mit zahlreichen Cilien tzt, das dickere Hinter- schleppt oft ein mit osen Körnchen versehe- Bläschen nach, das in- en später abfällt und ; liegen bleibt, während ʔaden allein davoneilt. — s Bläschen entsteht nach burger aus einem centralen Theil des Inhalts der Mutterzelle, deren wand- liges Protoplasma den Faden und seine Cilien bildet; das Bläschen ist also , eigentlich ein Theil des Spermatozoids, es klebt ihm nur an und schwillt h Endosmose im Wasser stark auf, wie die Fig. 253 zeigt.

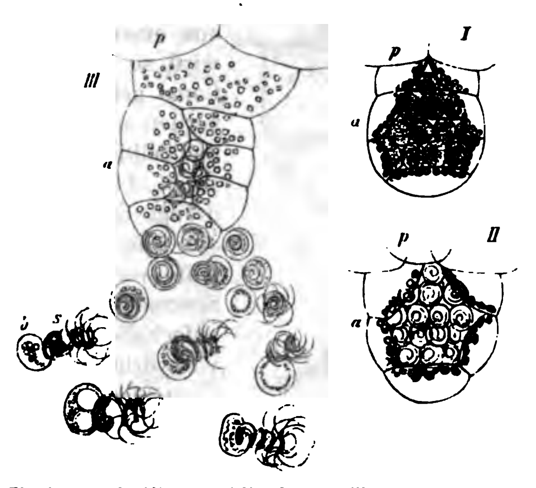


Fig. 253. Antheridien von Adianthum capillus veneris (550), im optischen Längsschnitt gesehen. *I* noch unreif. *II* die Spermatozoiden schon fertig ausgebildet; *III* geplatztes Antheridium, die Wandungszellen in radialer Richtung stark aufgeschwollen, die Spermatozoiden zumeist ausgetreten. — *p* Prothallium, *a* Antheridium, *s* Spermatozoid, *b* dessen Blase, Stärkekörnchen enthaltend.

Das Archegonium entsteht aus einer oberflächlichen Zelle des Prothal- s, die sich zunächst nur schwach hervorwölbt und durch eine der Oberfläche llele Wandung getheilt wird; die innere der so entstandenen Zellen ist die ralzelle des Archegoniums, die äussere erzeugt durch weitere Theilungen den , der im fertigen Zustande aus vier in der Axe zusammenstossenden Zell- n besteht. Durch Theilungen der die Centralzelle umgebenden Gewebezellen 'rothalliums wird eine Zellenlage gebildet, die der Bauchwand des Muscineen- egoniums entspricht. Die weiteren Veränderungen innerhalb der Centralzelle die Bildung des Halscanals werden in den citirten Arbeiten Strasburger's Kny's meinen früheren Beobachtungen entsprechend beschrieben, so dass chon in der ersten Auflage mitgetheilte Abbildung Fig. 255 hier beibehalten len kann; sie wird ergänzt durch die von Strasburger entlehnte Fig. 254,

drei trichterförmige Wände bilden, so dass die Wandschicht des Antheridiums aus zwei drei sie quer umlaufenden, über einander liegenden Zellen und der Deckelzelle besteht, ig. 253. Ganz anders ist die Bildung der Antheridienwandung bei Osmunda, sie besteht aus 2—3 Zellen, denen sich mehrere aus der Theilung der Deckelzelle hervorgegangene Zellen aufsetzen (Kny l. c.).

welche jüngere Entwickelungszustände darstellt. Der Inhalt der Centralzell sich in zwei ungleiche Portionen; die basale grössere (e) ist anfangs brei scheibenförmig und rundet sich später ab; die Eizelle. Die andere anfangs kleinere l wächst zwischen die vier Halszellreihen, aus einander drängend, hinein (k Fig. 25 wird so ein mit schleimigem Protoplasma ei Canal gebildet, in welchem eine Reihe von kernen auftritt, ohne dass indessen die entspr den Zelltheilungen stattfinden. Die Substanz sogen. Canalzelle verschleimt endlich vollst drängt aufquellend die Scheitelzellen des aus einander und tritt explodirend heraus dann vor der Halsöffnung liegen zu bleiben Spermatozoiden sammeln sich, durch den S aufgehalten, in grosser Zahl vor dem Archeg viele dringen in den Halscanal, diesen endl verstopfend ein; einzelne gelangen bis zur E dringen in diese ein und verschwinden in ih Eintritt erfolgt an einem helleren, dem Ha gekehrten Fleck der Eizelle, der als Empfän fleck bezeichnet wird (vgl. die Oogonie Algen)[1]. Nach der Befruchtung schliesst si Hals.

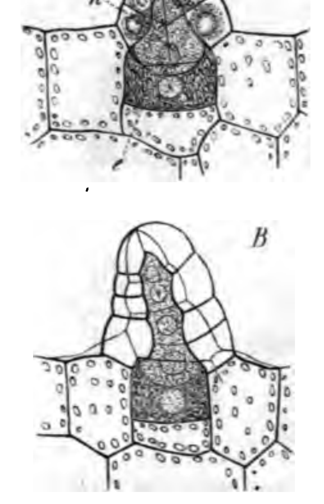
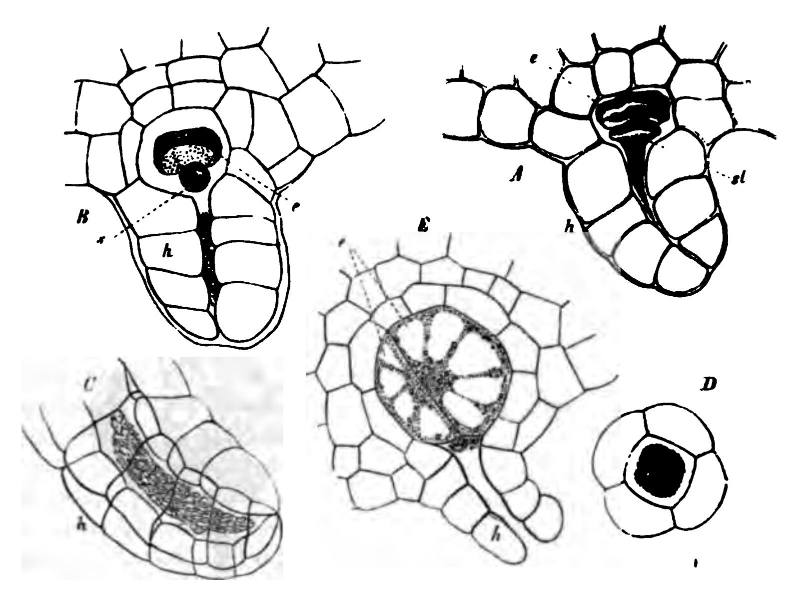


Fig. 254. Junge Archegonien von Pteris serrulata, nach Strasburger. — e die Eizelle, h h Hals, k die Canalzelle.

2) Die zweite Generation, das Farnkraut, entwickelt sich a befruchteten Eizelle des Archegoniums; anfangs hält das umgebende G des Prothalliums mit der Vergrösserung des Embryos gleichen Schritt, bleibt längere Zeit in einer auf der Unterfläche vorspringenden Protuberan geschlossen, bis das erste Blatt und die erste Wurzel hervorbrechen. Die Theilungsvorgänge am Embryo sind nach Hofmeister's Angaben für Pteris lina und Aspidium filix mas nicht ganz gleichartig bei verschiedenen F Gewiss ist, dass die erste Theilungswand der Eizelle zur Längsaxe des Pr liums quergestellt und zu dieser schief geneigt ist; wie Fig. 255 *E* zeigt, i Neigung der des Archegonienhalses gleichsinnig; es ist ferner gewiss, das der beiden Theilzellen alsbald noch einmal getheilt wird, so dass der Embr aus vier wie Kugelquadranten gelagerten Zellen besteht, die durch einen l schnitt gleichzeitig halbirt werden: in der nebenstehenden Fig. 256 sind ersten Theilungen durch dickere Striche angedeutet, wobei der Embryo im l schnitt gesehen ist. Die Figurenerklärung zeigt die Deutung, die Hofmeist vier ersten Zellen des Embryos von Pteris aquilina giebt, die der Leser einst mit den entsprechenden Vorgängen bei Salvinia und Marsilia vergleichen wobei nicht zu übersehen ist, dass der Farnembryo so zu sagen auf dem F liegt. Ohne hier auf weitläufige Darlegungen eingehen zu können, ist e

1) Nach Strasburger ist der Befruchtungsact besonders deutlich bei Ceratop beobachten; das Eindringen der Spermatozoiden bis zur Eizelle wurde schon früh Hofmeister gesehen.

g, auf die Aehnlichkeit des Farnembryos mit dem der Rhizocarpeen hinzu-
en.



. Archegonium von Adiantum Capillus Veneris (800); *A, B, C, E* im optischen Längsschnitt, *D* im optischen Querschnitt: *A, B, C* vor, *E* nach der Befruchtung. — *h* Hals des Archegoniums, *st* Schleimmassen; *e* die Centralzelle oder Eizelle; *e* bei *E* der zweizellige Embryo. Nach eintägigem Liegen in Glycerin.

Sehen wir einstweilen ab von etwaigen Zweifeln an der Bedeutung jeder
nen der ersten vier Zellen des Embryos, so ist es gewiss, dass eine hintere
e [1]) derselben zur Mutterzelle der ersten Wurzel wird, dass eine vordere
e zur Mutterzelle des ersten Blattes wird, dass unmittelbar vor und über
lattbasis die Scheitelzelle des Stammes liegt, und dass der obere Theil des
yos, zwischen Stammscheitel und
elbasis zu einem besonderen Or-
dem Fuss, sich umbildet, durch
der Embryo dem Gewebe des
lliums sich anheftet, um ihm
ng zu entziehen, während die
Wurzeln und Blätter nach
treten: dieser Fuss oder
pparat, den ich für ein seitliches
le halte, wird von Hofmeister als
ste Wachsthumsaxe, als Haupt-
les Farnkrautes bezeichnet, an
er die blättertragende Axe als
spross hervortrete; auch hier
ich indessen den Ansichten des

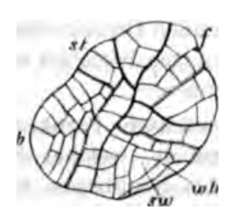


Fig. 256. Senkrechter Längsschnitt des Embryos von Pteris aquilina nach Hofmeister (Entwickelung und Bau der Vegetationsorgane der Farne p. 607); die dickeren Linien sind die Durchschnitte der ersten drei Theilungswände, durch welche der Embryo vierzellig wurde; die vordere untere Zelle bildet nach Hofmeister das Blatt *b* und die Stammspitze *st*; aus der hinteren unteren Zelle entsteht die Wurzel, deren Scheitelzelle *sw* und Wurzelhaube *wh* ist; der Fuss *f* entsteht bei Pteris nach Hofmeister aus den beiden oberen der vier ersten Zellen. Bei Aspidium filix mas würden diese Verhältnisse nach ihm von denen der Rhizocarpeen noch weiter abweichen.

Die Bezeichnung hinten, vorn, unten, oben bezieht sich gleichzeitig auf das Prothal-
essen Scheitel vorn, dessen archegonientragende Fläche unten liegt.

berühmten Morphologen gegenüber die Analogie mit den von Pringsheii Salvinia dargelegten Verhältnissen festhalten zu müssen und verweise auf d den Rhizorcapeen gegebene Darstellung der Orientirung des Embryos im A gonium.

Die ersten Stammtheile, Wurzeln und Blätter, die sich nun nach und aus dem Embryo entwickeln, sind sehr klein und bleiben es, die später vortretenden werden immer grösser, die Form der Blätter wird immer plicirter, der Bau des Stammes bei zunehmender Dicke der neuen durch Lä zuwachs entstehenden Theile immer verwickelter; die ersten Stammtheile

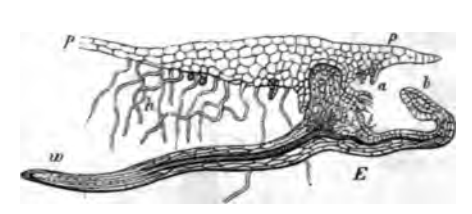


Fig. 257. Adianthum Capillus Veneris, senkrechter Längsschnitt durch das Prothallium *p p* und das junge Farnkraut *E*; *h* Wurzelhaare, *a* Archegonien des Prothalliums, *b* das erste Blatt, *w* die erste Wurzel des Embryos (etwa 10mal vergr.).



Fig. 258. Adianthum Capillus Veneris. Das von unten gesehene Prothallium *p p* mit dem an ihm festsit jungen Farnkraute, dessen erstes Blatt *b*, dessen erste und zweite Wurzel *w'*, *w''*; *h* Wurzelhaare des Proth (etwa 30mal vergr.)

halten gleich den ersten Blattstielen nur je einen axilen Fibrovasalstrang späteren deren mehrere. So erstarkt das Farnkraut nach und nach, nicht c nachträgliche Vergrösserung der embryonalen Theile, sondern dadurch, dass folgende Theil eine bedeutendere Grösse und Ausbildung als die vorhergehe erreicht, bis endlich eine Art stationären Zustandes erreicht wird, wo die hinzukommenden Organe den vorhergehenden ungefähr gleich sind; die fo den Betrachtungen beziehen sich vorzugsweise auf diesen »erwachsenen« Zu unserer Pflanzen.

Das erwachsene Farnkraut ist bei manchen Hymenophyllaceen ein kl zartes Pflänzchen, welches die Dimensionen grosser Muscineen nicht beträc übersteigt; bei den übrigen Abtheilungen sind die vollwüchsigen Exemplare stattliche Staudengewächse, manche Arten der Tropen und südlichen Hemis nehmen einen palmenähnlichen Habitus an (Baumfarne). — Der Stamm k entweder auf oder unter der Erde (Polypodium, Pteris aquilina), oder klett Felsen und Stämmen empor, bei manchen erhebt er sich schief aufstrebend pidium filix mas), bei den Baumfarnen steigt er säulenartig senkrecht empor Bewurzelung ist meist sehr reichlich, bei den Baumfarnen wird der Stamm einem dichten Ueberzug an ihm hinabwachsender Wurzeln oft ganz bedeckt Wurzeln entstehen am Stamm in acropetaler Folge, zuweilen dicht hinter fortwachsenden Stammscheitel (Pteris aquilina); wenn die Internodien sehr bleiben und der Stamm ganz mit Blattbasen bedeckt ist, so entstehen die

zeln, wie bei Aspidium filix mas, aus den Blattstielen. Bei vielen Hymenophyllaceen, denen echte Wurzeln fehlen, nehmen Stammzweige eine wurzelähnliche Bildung an. — Die Blätter sind bei kriechenden und kletternden Formen durch deutliche oder selbst sehr lange Internodien getrennt, bei dicken, aufstrebenden und senkrechten Stämmen sind die Internodien meist unentwickelt und die Blätter so dicht gestellt, dass keine freie Stammfläche oder nur ein sehr unbeträchtlicher Theil derselben übrig bleibt. — Die Blätter der Farne sind allgemein ausgezeichnet durch die eingerollte Knospenlage; der Mittelnerv und die Seitennerven sind von hinten nach vorn eingekrümmt, erst mit dem letzten Wachsthum rollen sie sich aus einander. Die Blattformen gehören zu den vollkommensten des Pflanzenreichs. Sie zeigen eine enorme Mannigfaltigkeit des Gesammtumrisses, gewöhnlich ist die Lamina vielfach gelappt, verzweigt, gefiedert. Sie sind im Verhältniss zum Stamm und den dünnen Wurzeln meist sehr gross und erreichen zuweilen ausserordentliche Dimensionen, Längen von 10—20 Fuss (Pteris aquilina, Cibotium, Angiopteris); sie sind immer gestielt und wachsen lange Zeit am Ende fort, der Stiel und die unteren Laminatheile sind oft schon völlig entfaltet, wenn die Spitze noch fortwächst (Nephrolepis), nicht selten ist dieses Wachsthum der Blattspitze ein periodisch unterbrochenes (s. unten); bei Lygodium wird der Blattstiel oder die Mittelrippe sogar einem schlingenden, lange Zeit fortwachsenden Stengel ähnlich, an welchem die Blattfiedern wie Blätter erscheinen. — Die Metamorphose der Blätter ist jedoch eine unbedeutende, an derselben Pflanze wiederholen sich immer dieselben Blattformen, meist Laubblätter; schuppenförmige Blätter finden sich an unterirdischen Ausläufern (Struthiopteris germanica), und in vielen Fällen nehmen die fertilen Blätter (die mit Sporangien besetzten) besondere Formen an; so enorme Abweichungen in der Ausbildung der Blätter einer Pflanze, wie bei den meisten Phanerogamen, kommen nicht vor; doch ist Platycerium alcicorne zu erwähnen, wo die Laubblätter periodisch wechselnd als breite, der Unterlage angedrückte Scheiben und als lange dichotomisch verzweigte bandartige aufrechte Blätter sich ausbilden. — Unter den verschiedenen Haargebilden der Farne sind besonders die sogen. Spreuhaare oder Spreublätter auffallend durch ihre grosse Zahl und oft blattähnlich flächenförmige Ausbildung; meist sind die jüngeren Blätter von ihnen ganz bedeckt und verhüllt.

Nach dieser vorläufigen Orientirung wenden wir uns nun zur Betrachtung des Wachsthums der einzelnen Glieder.

Das fortwachsende Stammende eilt zuweilen dem Anheftungspunct der jüngsten Blätter weit voraus und erscheint dann nackt, wie bei Polypodium vulgare, sporodocarpum und anderen kriechenden Farnen; ebenso bei Pteris aquilina, wo es bei alten Pflanzen (nach Hofmeister) oft mehrere Zoll weit blattlos fortwächst; bei vielen Hymenophyllaceen hat man nach Mettenius derartige blattlose Verlängerungen von Stammaxen für Wurzeln gehalten. In anderen Fällen dagegen besonders bei aufrecht wachsenden Farnen ist das Längenwachsthum des Stammes viel langsamer, sein Ende bleibt in einer Blattknospe verborgen. Der Stamm endigt häufig mit flachem Scheitel, zuweilen, wie bei Pteris, ist dieser sogar einer trichterförmigen Erhebung des älteren Gewebes eingesenkt (Fig. 261 *E*). Der Stammscheitel wird immer von einer deutlich unterscheidbaren Scheitelzelle eingenommen, die sich entweder durch alternirend geneigte Wände theilt und dann in der Ansicht von oben dem Querschnitt einer biconvexen Linse gleicht,

oder sie ist dreiseitig pyramidal, mit convexer Vorderfläche und drei schi Seitenflächen, die sich hinten schneiden. Die Umrisse der Segmente, di ersten Fall zweireihig, im anderen dreireihig oder nach complicirteren Diverge angelegt werden, verschwinden bald unter dem Einfluss zahlreicher Zelltheilu

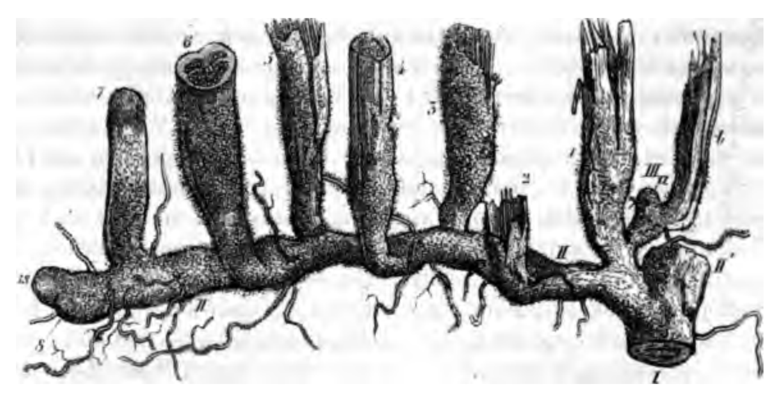


Fig. 259. Pteris aquilina, ein Theil des unterirdischen Stammes mit Blättern und Blattstielbasen in 1/2 der n Grösse. — *I* älteres Stammstück, es trägt die beiden Gabeläste *II* und *II'*; *ss* der Scheitel des schwächeren G astes *II*, neben ihm die jüngste Blattanlage *s*; — 1—7 die Blätter dieses Gabelastes, deren je eines in einem sich ausbildet; 1—5 die Blätter früherer Jahre, bis auf einige Entfernung vom Stamm bereits abgestorben, diessjährige Blatt mit entfalteter Lamina, der Stiel abgeschnitten; 7 das junge Blatt für's nächste Jahr am Scl des Stiels ist die noch sehr kleine Lamina durch Haare ganz umhüllt. — Der Blattstiel 1 trägt eine Knospe die ein bereits abgestorbenes Blatt *b* entwickelt hat und dann in Ruhe übergegangen ist. — Die dünneren I sind Wurzeln. — Alle in der Figur sichtbaren Theile sind unterirdisch.

und der Verzerrungen, welche das Wachsthum der den Scheitel umgeben Gewebemassen und Blattstiele bewirkt. — Zweischneidig keilförmig ist z. die Scheitelzelle bei Pteris aquilina (wo die Segmente am horizontalen Stan eine rechte und eine linke Reihe bilden; die Schneiden der Scheitelzelle sind n oben und unten gekehrt, (Fig. 260), fe nach Hofmeister bei Niphobolus chine rupestris, Polypodium aureum, pun latum, Platycerium alcicorne; bei P podium vulgare ist sie nach ihm l zweischneidig, bald dreiseitig pyrami die letztgenannte Form hat sie bei A dium filix mas, Marattia cicutaefolia u Als Regel darf man wohl bis auf Weit annehmen, dass kriechende Stämme bilateraler Ausbildung eine zweisch dige, aufrechte oder aufstrebende, we allseitig ausstrahlende Blattrosetten gen, eine dreiseitig pyramidale Schei zelle haben.

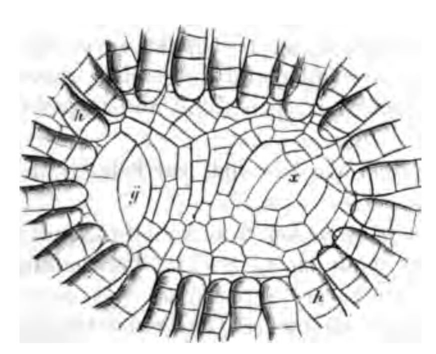


Fig. 260. Scheitelansicht des Stammendes von Pteris aquilina; *y* die Scheitelzelle des Stammes; *x* Scheitelzelle des jüngsten Blattes; *h h* Haare, welche die von einem Gewebewulst umgebene Scheitelregion bedecken.

Die weiteren genetischen Beziehungen der Segmente der Stammscheitelz zur Anlage der Blätter und zum Aufbau des Stammgewebes selbst sind n wenig im Einzelnen bekannt. Nicht zweifelhaft ist es, dass jedes Blatt einem einzelnen Segment seine Entstehung verdankt, und dass die betreffe gmentzelle schon frühzeitig zur Blattbildung verwendet wird; es scheint a

veifelhaft, ob jedes Segment und, wenn nicht, das wievielte Segment jedesmal n Blatt bildet.

Die Blattstellung entspricht zuweilen der geradreihigen Anlage der Segmente es Stammes: so die zweizeilige Stellung der Blätter von Pteris aquilina, Nipho-olus rupestris und mancher Polypodien der zweizeiligen Segmentirung der tammscheitelzelle; aber bei verwickelter, spiraliger Blattstellung und dreiseitig yramidaler Scheitelzelle, wie bei Aspidium filix mas, mögen ähnliche Vorgänge rie bei den vielreihig beblätterten Moosen mit dreiseitiger Scheitelzelle (z. B. 'olytrichum) stattfinden [1].

Die Endverzweigung des Stammes bezeichnet Hofmeister bei allen 'arnen als Dichotomie. Die Zweige treten sehr nahe dem Stammende hervor und ind wenigstens anfangs zuweilen diesem gleich, so dass eine Gabelung entsteht; lass sie unabhängig von den Blättern sind, folgert der genannte Forscher aus der Thatsache, dass die oft mehrere Zoll langen blattlosen Stammenden von Pteris quilina sich regelmässig gabeln; diese Gabelzweige sind hier und in vielen ande-en Fällen nicht axillär, und wo sie bei anderen Farnen axillär erscheinen, da ässt sich mit Hofmeister annehmen, dass die Gabelung unmittelbar vor einem üngsten Blatt stattgefunden hat, und dass der vor dem Blatte stehende Gabelzweig ich weniger entwickelte, während der andere (den Hauptstamm fortsetzend) räftiger ausgebildet wurde; es würde sich also, mit anderen Worten, die schein-ar axilläre Verzweigung mancher Farne als eine Folge der sympodialen Ausbil-ung dichotomischer Verzweigungen, die in der Insertionsebene der Blätter statt-nden, auffassen lassen. Die Verzweigung am Ende des Stammes braucht auch icht in derselben Ebene mit der Insertion des nächstvorhergehenden Blattes ein-reten; alsdann steht der Zweig seitlich neben dem Blatt am Stamme; dahin ürde die extraaxilläre Zweigbildung der Hymenophyllaceen mit zweireihigen lättern (nach der Beschreibung von Mettenius) gehören. — Was die Farne von en axillär verzweigten Phanerogamen, zumal den Angiospermen, unterscheidet, t die Seltenheit der Endverzweigungen; während bei diesen jede Blattaxel we-igstens in der vegetativen Region eine Knospe trägt, finden sich auch die schein-ar axillären Zweige kriechender Farne mit langen Internodien meist nur in grösse-en Entfernungen, mit Uebergehung oft zahlreicher zwischenliegender Blätter; ei Farnen mit langsamer Verlängerung des Stammes und beträchtlichem Um-ang der Scheitelregion, also vorwiegend bei den aufstrebenden oder aufrechten, rie Aspidium filix mas und den Baumfarnen, ist die Endverzweigung des tammes auf ein Minimum reducirt, sie findet gar nicht oder nur in abnormen ällen statt.

Von der normalen Endverzweigung des Stammes ist zu unterscheiden die ildung neuer Sprosse aus Blattstielbasen, die mit dem Stamme selbst genetisch ichts zu thun hat, ebenso wenig wie die Bildung der Aventivsprosse aus der amina der Blätter (s. unten).

Das Wachsthum des Blattes ist ein streng basifugales Spitzenwachs-hum, dem auch die weitere Ausbildung in basifugaler Richtung folgt; zuerst wird er Stiel angelegt, am Scheitel desselben beginnt die Lamina erst später sich zu eigen, ihre untersten Theile werden zuerst, ihre höheren der Reihenfolge nach

1) Vergl. Hofmeister: Allgem. Morphologie, p. 509 u. bot. Zeitg. 1870, p. 441.

basifugal angelegt. Sehr merkwürdig ist die ausserordentliche Langsamkeit Wachsthums, die nur noch bei den Ophioglosseen ihres Gleichen findet. Be ren Pflanzen von Pteris aquilin das Blatt volle zwei Jahre vor Entfaltung angelegt; im Anfa zweiten Jahres ist nur erst de einen Zoll hohe Stiel vorhande bisher mit einer Scheitelzelle (d durch alternirend schiefe Wände fortwuchs, im Sommer des z Jahres erst entsteht am Scheitel stabförmigen Körpers die Lamin man dann als ein winziges Pl unter den langen Haaren ver findet; sie biegt mit ihrer Spit fort abwärts, und hängt wie Schürze von dem Scheitel des herab (Fig. 261, *B*, *C*, *D*); sie nun unterirdisch so weit heran sie im dritten Frühjahr, wenn sie die Streckung des Stiels über d den erhoben wird, sich nur zu ten braucht. — Auch die sämm Blätter einer Rosette von Aspidiu mas sind schon zwei Jahre vo Entfaltung angelegt; auch hier sich im ersten Jahr der Blattstiel und an den ältesten Blättern der jungen I die erste Anlage der Lamina.

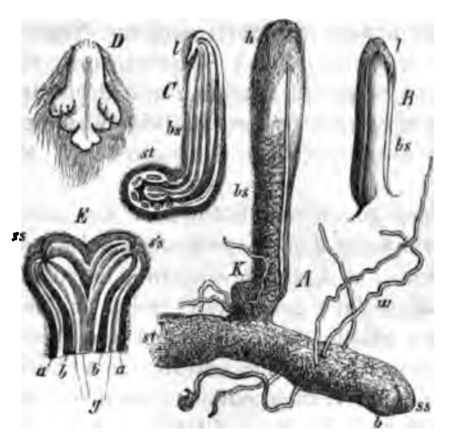


Fig. 261. Pteris aquilina; *A* das Ende eines Stammes *st*, dessen Scheitel bei *ss* liegt, neben diesem bei *b* eine junge Blattanlage, *bs* der Stiel eines Blattes im zweiten Jahre, bei *h* dessen durch Haare verhüllte Lamina; *k* eine Knospe am Rücken des Blattstiels: *w* Wurzeln. — *B* junges Blatt im zweiten Jahre, *bs* sein Stiel, *l* seine kleine Lamina von den Haaren befreit. — *C* Längsschnitt eines solchen Blattes mit dem Querschnitt des Stammes *st* zusammenhängend, *bs* und *l* wie bei *B*. — *D* die etwa 5mal vergr. Lamina eines Blattes im zweiten Jahre von vorn (d. h. von der Oberseite) gesehen; es sind die ersten Lacinien angelegt. — *E* der horizontale Längsschnitt einer Gabelung des Stammes; *ss ss'* die beiden Scheitel, *a a* braune Hautgewebe, *b b* braunes Sclerenchym, *g* Fibrovasalstränge (*A*, *B*, *C* in natürl. Gr.).

Am auffallendsten tritt aber das basifugale Spitzenwachsthum der I der Farnblätter dann hervor, wenn es, ohne einen bestimmten Abschluss reichen, lange Zeit stetig fortschreitet, während die unteren Theile der I schon längst völlig entwickelt sind, wie bei Nephrolepis. Die schon ob wähnte periodische Unterbrechung des Spitzenwachsthums der Lamina find bei vielen Gleichenien und Mertensien, wo die Entwickelung der Blätter üb ersten Fiederpaar (und zwar bei vielfacher Fiederung oft in mehreren Grad Verzweigung wiederholt) stehen bleibt, so dass die Spitze, scheinbar eine I in der Gabeltheilung bildend, entweder für immer unentwickelt zurückbleil erst in einer folgenden Vegetationsperiode und dann auf dieselbe Weise nur unvollständig sich entwickelt; es scheint sich diese absatzweise Entwic der Blätter auf viele Jahre hinaus erstrecken zu können (Braun: Verjüngun Nach Mettenius ist die Spreite mancher Hymenophyllaceen einer unbegr Fortbildung fähig und innovirt alljährlich; auch die primären Zweige der spreite von Lygodium bleiben nach der Bildung von je zwei Fiedern zweite nung am Ende in einem knospenähnlichen Zustand, während die Mittelrip Blattes unbegrenzt fortwachsend einen schlingenden Stengel nachahmt.

Die Verzweigung der Blattspreiten der Farne ist nicht selten im entwi Zustand gabelig, wie bei Platycerium, Schizaea u. a.; aber auch die gefi

Blattformen führt Hofmeister auf der Anlage nach dichotomische Verzweigungen zurück, die bei weiterer Ausbildung sympodial werden, indem abwechselnd ein rechter und linker Gabelzweig schwächer wächst und die seitlichen Lacinien bildet, während die geförderten Zweige als Scheinaxe die Mittelrippe des Blattes oder eines Blattzweiges darstellen.[1])

Die Bildung der nicht durch Endverzweigung des Stammes entstehenden Adventivknospen ist bei den Farnen an die Blätter gebun-

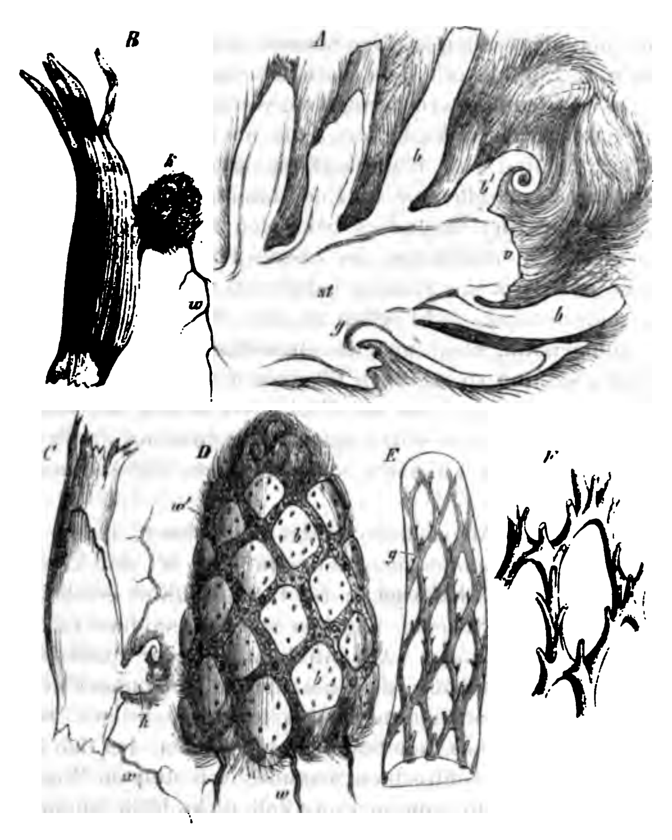


Fig. 262. Aspidium filix mas; *A* Längsschnitt durch ein Stammende; *v* die Gegend des Scheitels des Stammes *st*; *bb* die Blattstiele, *b'* ein junges noch eingerolltes Blatt, die übrigen durch lange Spreuhaare verhüllt; *g* Fibrovasalstränge. — *B* ein Blattstiel derselben Pflanze abgebrochen, bei *k* eine mit mehreren Blättern versehene Knospe tragend; *w* eine Wurzel dieser Knospe. — *C* ein ähnlicher Blattstiel längs durchschnitten, bei *w* eine Wurzel, bei *k* eine Knospe tragend. — *D* ein Stammende, dessen Blattstiele abgeschnitten sind (nur die jüngsten Blätter der Endknospe sind erhalten), um die Anordnung der Blätter zu zeigen; zwischen Stielen *b b* sind die Räume mit zahlreichen Wurzeln *w*, *w'* erfüllt, die sämmtlich aus den Stielen selbst entspringen. — *E* ein Stammende, dessen Rinde abgeschält ist, um das Netz von Fibrovasalsträngen *g* zu zeigen. — *F* eine Masche dieses Netzes wenig vergrössert; man sieht die Basalstücke der in die Blätter austretenden Stränge.

den. Diese Knospen erscheinen auf dem Blattstiel oder auf der Lamina selbst. Die blattstielbürtigen Sprossen von Pteris aquilina (Fig. 261) stehen am Rücken einzelner Blattstiele nahe der Basis; bei Aspidium filix mas (Fig. 262) entspringen

1) Es ist hierbei übrigens zu beachten, dass der gen. Autor den Begriff der Dichotomie in einem viel weiteren Umfang anwendet, als es sonst geschieht; neue Untersuchung zahlreicherer Arten wäre sowohl bezüglich der Blattbildung wie der Endverzweigung des Stammes sehr zu wünschen.

sie zieml[illegible] hoch über der Insertion meist an einer der seitlichen Kanten d
Blattstiels. Sie entstehen in beiden Fällen nach Hofmeister schon an dem junge
Blattstiel vor der Anlage seiner Lamina und vor der Differenzirung seiner Gewebe
eine einzige, oberflächliche Zelle des Blattstiels ist die Mutterzelle des neu
Sprosses, indem das umgebende Blattstielgewebe wallartig sie umwuchert, könn
sie bei Pteris in eine tiefe Einsenkung sich zurückziehen, wo sie zuweilen länge
Zeit ruhen; der Blattstiel bleibt auch dann, wenn das Blatt längst abgestorben is
bis über die Knospe hinaus saftig und mit Nährstoffen erfüllt, und bei Aspidiu
filix mas findet man nicht selten kräftige Stämme mit zahlreichen Blättern an ihre
Hinterende noch verbunden mit dem Blattstiel eines älteren Stammes. In man
chen Fällen, wie bei Struthiopteris germanica, werden die blattstielbürtigen Knos
pen zu langen unterirdischen Ausläufern, die mit Schuppenblättern besetzt a
Ende sich aufrichten und eine Laubblattkrone über dem Boden entfalten; be
Nephrolepis undulata schwellen sie am Ende knollig an. — Aus der Lamina ent-
springen Adventivknospen, besonders bei vielen Asplenien; bei Aspl. furcatum
z. B. oft in grosser Zahl mitten aus der oberen Fläche der Lacinien, bei Aspl.
decussatum aus der Basis der Fiedern oder axillär an der Mittelrippe ?); Cera-
topteris thalictroides erzeugt nicht selten in allen Winkeln der zertheilten Blätter
Knospen, die zumal dann, wenn man das abgeschnittene Blatt auf feuchten Boden
legt, rasch austreiben und zu kräftigen Pflanzen heranwachsen. Nach Hofmeister
entstehen auch diese Knospen aus oberflächlichen Zellen des Blattes. — Lange,
herabhängende Blätter mancher Farne legen ihre Spitze auf die Erde, bewurzeln
sich und treiben auch hier zuweilen neue Sprossen (Chrysodium flagelliferum,
Woodwardia u. a.

Die Wurzeln. Im Allgemeinen bildet der Stamm, indem er fortwächst,
auch in acropetaler Folge immer neue Wurzeln, die bei den kriechenden Arten
ihn sofort an der Unterlage befestigen; bei Pteris aquilina erscheinen die neuen
Wurzeln dicht hinter dem Scheitel, und hier wie bei Aspidium filix mas treten sie
auch aus den noch sehr jungen »Adventivknospen« der Blattstiele hervor. Es
wurde auch oben schon erwähnt, dass bei der letztgenannten Pflanze, wenn im
erwachsenen Zustand ihr Stamm mit Blattstielen völlig bedeckt ist, sämmtliche
Wurzeln aus diesen, nicht aus dem Stamme entspringen; bei den Baumfarnen ist
zumal der untere Theil des aufrechten Stammes von dünnen Wurzeln ganz be-
deckt, die abwärts wachsend, eine mehrere Zoll dicke Hülle bilden, bevor sie in
die Erde eindringen und so dem Stamme eine breite Basis geben, obgleich er
gerade hier viel dünner ist; aber auch an den oberen Partien sind die Wurzeln
zahlreich. Bei kleinen Pflanzen sind sie sehr dünn, bei grossen Stöcken erreichen
sie etwa 1—3 Mill. Dicke, sie sind cylindrisch, gewöhnlich mit zahlreichen Wurzel-
haaren filzig bekleidet und braun bis schwarz gefärbt. — Die Wachsthums-
geschichte der Farnwurzeln wurde von Nägeli und Leitgeb (Sitzungsber. der bayr.
Ak. der Wiss. 1865. 15. Dec.) studirt [1]. Die Scheitelzelle ist dreiseitig pyramidal mit
gleichseitiger Scheitelfläche; die durch gewölbte Querwände abgeschnittenen Seg-
mente der Haube (die Kappen) zerfallen zunächst in je vier kreuzweise gestellte
Zellen, so dass die Kreuze in den successiven Kappen um 45° alterniren; jede

1) Vergl. für das Folgende das bei den Equiseten mitgetheilte Wurzelschema, welches
der Hauptsache nach auch für die Farne und Rhizocarpeen gilt, und ferner p. 128.

der vier Zellen einer Kappe zerfällt dann in zwei äussere und eine innere (centrale), so dass die Kappe nun aus vier in ein Kreuz gestellten inneren und acht äusseren Zellen gebildet ist; dann können noch weitere Theilungen folgen; die mittleren Kappenzellen wachsen schneller in axiler Richtung und können sich durch Querwände theilen, wodurch die Kappe in der Mitte zweischichtig oder mehrschichtig wird. Auf die Bildung einer Kappe folgt gewöhnlich die Bildung dreier Wurzelsegmente, bevor eine neue Kappe gebildet wird; die Wurzelsegmente liegen, entsprechend der dreiseitigen Scheitelzelle, in drei geraden Länghreihen. Jedes der dreieckig tafelförmigen Segmente nimmt ein Drittel des Wurzelumfangs ein und theilt sich zuerst durch eine radiale Längswand in zwei ungleiche Hälften; der Querschnitt der Wurzel zeigt nun sechs Zellen (Sextanten), von denen drei sich im Centrum berühren, während die drei anderen nicht ganz bis zum Mittelpunct reichen. Jede dieser sechs Zellen theilt sich dann durch eine tangentiale (mit der Oberfläche parallele) Wand in eine innere und eine äussere Zelle; die innere gehört dem Fibrovasalstrang an, der also aus sechs um den Mittelpunct gelagerten Zellen entsteht, während die sechs äusseren Zellen die Anlagen der Rinde darstellen. — Wird die Wurzel dick, so theilen sich die sechs Rindenzellen durch radiale Wände, bleibt sie dünn, so unterbleibt diese Theilung; die sechs oder zwölf Rindenzellen theilen sich nun durch eine tangentiale Längswand; der Fibrovasalstrang ist jetzt von zwei Zellschichten umschlossen, deren äussere die Epidermis, deren innere das Grundgewebe der Rinde bildet. Meist bleibt die Epidermis einschichtig, indem sie sich bloss durch Wände senkrecht auf der Oberfläche theilt; bei einigen Farnen aber, (Polypodium, Blechnum, Cystopteris) verdoppelt sich die Lage der Epidermiszellen. — Die Zellschicht zwischen Epidermis und axilem Strang verdoppelt sich, es entsteht durch weitere Theilungen eine äussere und eine innere Rinde; bei den Farnen ist indessen meist kein Unterschied der beiden Schichten an der ausgewachsenen Wurzel wahrzunehmen, bei manchen aber besteht die innere Rinde aus dickwandigen, langen, die äussere aus dünnwandig kurzen Zellen.

Der Fibrovasalstrang besteht anfangs, wie erwähnt, aus sechs Zellen im Querschnitt; sie zerfallen gleichzeitig durch eine tangentiale Wand in je eine äussere tafelförmige und eine innere Zelle. Aus den weiterrn Theilungen der äusseren geht ein Gewebe hervor, welches Nägeli und Leitgeb als Pericambium bezeichnen, und dessen Zellen in der ausgewachsenen Wurzel durch ihre dünnen Wände und ihren schleimig granulösen Inhalt sich auszeichnen, sie sind weit, aber kurz; aus den sechs inneren Zellen geht die Fortsetzung des eigentlichen Fibrovasalstranges hervor; sie theilen sich nach allen Richtungen, wobei die Theilungen in centrifugaler Folge fortschreiten; die peripherischen Zellen sind nach beendigter Theilung bedeutend kleiner als die inneren. Die Gefässbildung beginnt mit je einem Gefäss an zwei oder drei Puncten des Umfangs auf der Innenseite des Pericambiums, die einander diametral gegenüber liegen; sie schreitet entweder zuerst nach rechts und links (tangential) fort oder wendet sich sogleich nach innen, wodurch eine diametrale Gefässreihe gebildet wird. Bei dünnen Wurzeln kann es auch bei dem ersten Gefäss sein Bewenden haben; bei dickeren Wurzeln liegen im Centrum ein oder mehr weite Gefässe, die erst spät verholzen. Die peripherischen und zwischen den Gefässsträngen liegenden engen Zellen bilden, ihre Wände verdickend, die Phloëmschicht des Stranges. Die Farnwurzeln verzweigen sich nur mono-

podial, die Seitenwurzeln entstehen in acropetaler Folge auf der Aussenseite der primordialen Gefässstränge, also meist zweireihig, selten drei- und vierreihig. Die Mutterzellen der Seitenwurzeln gehören der innersten Rindenschicht an und sind von dem Gefässstrang der Mutterwurzel durch das Pericambium getrennt; die Wurzelanlagen treten schon nahe dem Scheitel auf, wenn die Gefässe noch nicht vorhanden sind. Adventive Seitenwurzeln (hinter schon vorhandenen entstehend) giebt es nicht. Die Mutterzelle einer Seitenwurzel bildet zunächst durch drei schiefe Theilungen ihre dreiseitige pyramidale Scheitelzelle, dann wird von dieser die erste Haubenkappe gebildet. Entstehen in der Seitenwurzel zwei Primordialgefässstränge, so liegen sie bezüglich der Mutterwurzel rechts und links. Die Rinde der Mutterwurzel wird einfach durchbrochen, eine Wurzelscheide nicht gebildet.

Die Fibrovasalstränge, die in den Wurzeln immer als einzelne und axile auftreten, thun dies auch bei sehr dünnen, fadenförmigen Stämmen, wie

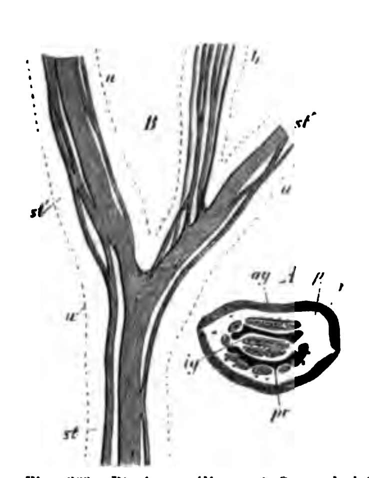


Fig. 263. Pteris aquilina: *A* Querschnitt des Stammes: *r* dessen braune Schale (Sclerenchymschicht unter der Epidermis); *p* farbloses weiches Parenchym des Grundgewebes; *pr* braune Sclerenchymschichten des Grundgewebes; *ig* innere Fibrovasalstränge; *og* oberer breiter Hauptstrang der äusseren Bündel. — *B* der frei präparirte obere Fibrovasalstrang des Stammes *st* und seiner Gabeläste *st'* und *st''*; *b* Stränge des Blattstiels; *u u* Umriss der Stammtheile (natürl. Gr.)

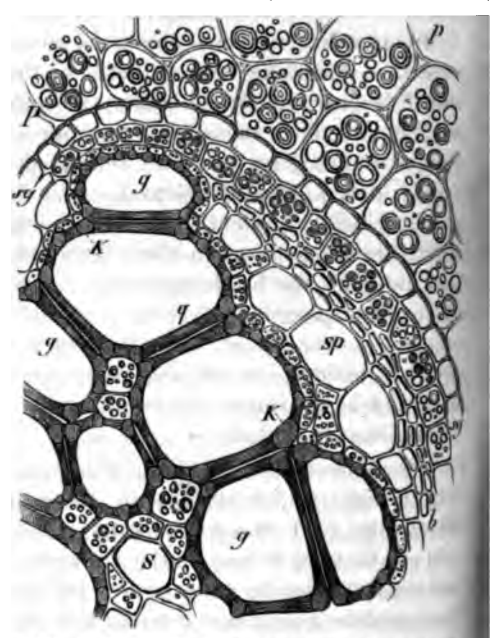


Fig. 264. Ein Viertel des Querschnitts eines Fibrovasalstranges im Stamm von Pteris aquilina mit dem benachbarten stärkeführenden Parenchym *P P*. — *sg* die Gefässbündelscheide; *b* die Bastschicht, *sp* die grossen Siebröhren; *gg* die weiten, leiterförmig verdickten Gefässe; *S* ein Spiralgefäss, umgeben von stärkeführenden Zellen (300).

denen der Hymenophyllaceen, und in den jugendlichen Pflanzen robusterer Arten. Wenn die Stämme der letzteren und ihre Blattstiele erstarkend dicker werden, so tritt an die Stelle des axilen Stranges ein Netzwerk unter sich anastomosirender Stränge, welches in den typischen Fällen einen weitmaschigen Hohlcylinder darstellt, durch den das Grundgewebe des Stammes in eine äussere Rinden- und eine innere Markschicht zerfällt (Fig. 262 *A* und *E*); nicht selten aber treten ausserdem noch isolirt verlaufende Stränge auf; so bei Pteris aquilina zwei mächtige breite stammeigene innerhalb des Markes (*ig* Fig. 263 *A*), bei den Baumfarnen

hlreiche feine fadenförmige Stränge im Mark zerstreut, die durch die Maschen r Hauptstränge in die Blattstiele eintreten.[1]) Die das erwähnte hohlcylindrische tz bildenden Hauptstränge sind meist bandförmig, breit und bei den Baumrnen häufig mit den Rändern nach aussen gekrümmt. Von diesen Rändern entringen die dünneren, fadenförmigen Stränge, welche in den Blattstiel eintreten nd um so zahlreicher sind, je dicker dieser ist; auch sie können seitlich zu verchieden geformten Platten verschmelzen (Pteris aquilina) oder einzeln neben einnder hinlaufen. Der Blattstiel steht immer auf einer Maschenöffnung des Hohlylinders der Hauptstränge. — Die im Stamm verlaufenden dicken Stränge scheinen ämmtlich stammeigene zu sein; bei Pteris aquilina fand Hofmeister, dass sie auch n den blattlosen, weit vorgeschobenen Stammenden dieselbe Vertheilung wie an beblätterten Stammstücken zeigen, ein Beweis, dass jene nicht von den Blättern abhängt, wie bei den Phanerogamen; auch lässt sich das Ende der Stränge bis nahe zur Scheitelzelle des Stammes hin verfolgen, an Stellen, wo die nächsten Blattstiele noch keine Stranganlagen besitzen.

Die Fibrovasalstränge der Farne sind gleich denen aller Gefässkryptogamen geschlossene; sie bestehen aus einem Xylemkörper, der ringsum von einer Phloëmschicht eingehüllt ist. Neben einigen engen, in den Brennpuncten des ellipsoidischen Querschnitts liegenden Spiralgefässen besteht das Xylem aus gehöft getüpfelten Gefässzellen, deren Tüpfel meist querliegenden Spalten gleichen (leiterförmige Gefässe), und deren Enden meist schief abgeschnitten oder spindelförmig zugespitzt sind. Zwischen den Gefässen liegen enge, dünnwandige, im Winter stärkeführende Zellen. Das Phloëm enthält neben den letztgenannten ähnliche Zellen, weite Siebröhren oder Gliederzellen und an der Peripherie enge, bastähnliche, dickwandige Fasern. Der ganze Strang ist meist von einer deutlichen Scheide von engeren Zellen (Gefässbündelscheide) umschlossen; die letzteren zeigen oft, nicht immer, ihre dem Strang zugewendeten Wände stark verdickt und dunkelrothbraun gefärbt.

Das **Grundgewebe** des Stammes und der Blattstiele besteht bei manchen Arten (Polypodium aureum, P. vulgare, Aspidium filix mas) ganz aus dünnwandigem Parenchym; bei anderen, wie Gleichenia, Pterisarten und Baumfarnen differenziren sich strangartige, band- oder fadenförmige Partieen des Grundgewebes, deren Zellen sich stark verdicken, braunwandig, hart und prosenchymatisch werden; Mettenius bezeichnet sie treffend als Sclerenchym; im Stamm von Pteris aquilina Fig. 263 *A* ziehen zwei solcher dicker Sclerenchymbänder *pr* zwischen den inneren und äusseren Fibrovasalsträngen hin, feine Sclerenchymfäden erscheinen auf dem Querschnitt des farblosen Parenchyms als dunkle Puncte; in anderen Fällen, wie bei Polypodium vaccinifolium und den Baumfarnen bilden dunkele Sclerenchymschichten, deren Natur hier zuerst von Mohl richtig erkannt wurde, Scheiden um die Fibrovasalstränge. — Auch die äussere unter der Epidermis liegende Schicht des Grundgewebes dickerer Stämme und Blattstiele wird oft dunkelbraun und sclerenchymatisch, eine harte, feste Schale bildend; so z. B. wieder bei Pteris aquilina (Fig. 263 *A*, *r*) und den Baumfarnen. Um trotz dieses festen Panzers die Communication der äusseren Luft mit dem inneren, an assimi-

1) Specielleres siehe bei Mettenius über Angiopteris in der Abh. der K. Sächs. Gesellsch. der Wiss. 1864. VI.

lirten Stoffen reichen Parenchym zu erleichtern, ist diese harte Schale bei Pteris aquilina an den beiden Seitenlinien des Stammes unterbrochen, dort tritt das farblose Parenchym bis an die Oberfläche hervor; bei den Baumfarnen dagegen treten an den Blattkissen Gruben auf, wo das Sclerenchym durch lockeres, pulveriges Gewebe ersetzt ist (Mohl).

Als eine vereinzelte, histologische Eigenthümlichkeit ist hier nebenbei zu erwähnen, dass bei Aspidium filix mas im Grundgewebe des Stammes nach Schacht gestielte, rundliche Drüsen vorkommen, die ich auch im grünen Parenchym der Blätter und an den Sporangienstielen derselben Pflanze (Fig. 266 *C*, *d*) aufgefunden habe.

Die Blattspreite besteht nur bei den Hymenophyllaceen aus einer einzigen Zellenschicht, ähnlich wie bei den Laubmoosen; bei allen anderen Farnen ist sie mehrschichtig, zwischen oberer und unterer Epidermis liegt ein schwammiges, chlorophyllreiches Parenchym, das Mesophyll, durchzogen von den Fibrovasalsträngen, welche die Nervatur des Blattes bilden. — Die Epidermis der Farnblätter ist durch ihren Chlorophyllgehalt und durch die schon in der Gewebelehre (I. Buch) hervorgehobenen Eigenthümlichkeiten der Spaltöffnungen ausgezeichnet. — Der Verlauf der Nerven ist sehr verschieden; zuweilen verlaufen sie, unter spitzen Winkeln dichotomisch verzweigt, fächerähnlich von unten nach oben und seitwärts, ohne zu anastomosiren und ohne einen stärkeren Mittelnerv zu bilden; häufiger wird die ganzrandige Lamina oder eine Lacinie des gelappten, zertheilten oder gefiederten Blattes von einem deutlichen, wenn auch schwach hervorspringenden Medianus durchzogen, von welchem schwächere Stränge, die sich selbst wieder monopodial oder gabelig verzweigen, entspringen und zu den Seitenrändern hinlaufen; häufig anastomosiren die feineren Nerven ähnlich wie bei den meisten Dicotylenblättern, und theilen die Fläche in Areolen von characteristischem Aussehen.

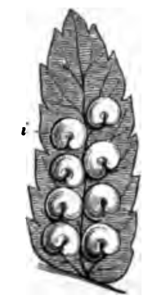


Fig. 265. Aspidium filix mas: Unterseite einer Lacinie der Lamina, acht Indusien zeigend (*i*); 2mal vergr.

Sehr mannigfaltig sind die Trichome der Farne gebildet; nicht nur an den Wurzeln selbst, sondern auch an unterirdischen Stämmen und Blattstielbasen entstehen echte Wurzelhaare, einfache, ungegliederte Schläuche (Pteris aquilina, Hymenophyllaceen); an oberirdisch kriechenden Stämmen und an ihren Blattstielen fallen die zahlreichen, meist bräunlich oder dunkelbraun gefärbten, bald absterbenden (rauschenden) flächenförmigen, vielzelligen Haare auf, die als Spreuhaare bezeichnet wurden, die Knospentheile oft ganz verhüllen und 1 — 6 Centim. Länge erreichen (Polypodium, Cibotium u. a.); auf der Lamina erscheinen zuweilen lange starke Borsten (Acrostichum crinitum), häufig feine, zarte Gliederhaare; endlich sind die Sporangien selbst Trichome.

Die Sporangien der Farne sind ihrer morphologischen Bedeutung nach Haargebilde der Blätter; sie entstehen aus Epidermiszellen und sind gestielte Kapseln, deren Wand im reifen Zustand aus einer Zellenschicht besteht; häufig ist eine quer oder schief oder längslaufende Zellreihe der Kapselwand eigenthümlich ausgebildet und wird dann als Ring bezeichnet, durch dessen Contraction bei der Austrocknung die Kapsel (rechtwinkelig zur Ebene des

nges; aufreisst; oder es ist statt des Ringes eine scheitelständige oder seitliche :uppe von Wandungszellen der Kapsel in ähnlicher Weise ausgebildet.

Die Sporangien sind gewöhnlich in Gruppen vereinigt, jede Gruppe wird als orus bezeichnet; der Sorus enthält entweder eine geringe, bestimmte Anzahl ler eine grosse, unbestimmte Zahl von Sporangien und zwischen diesen häufig och zarte gegliederte Haare, die Paraphysen; häufig wird der ganze Sorus von iner Excrescenz der Epidermis, dem echten Indusium, bedeckt, in anderen 'ällen besteht das unechte Indusium aus einem Auswuchs des Blattgewebes selbst und ist dann mehrschichtig, selbst Spaltöffnungen tragend, oder die Bedeckung des Sorus kommt einfach dadurch zu Stande, dass der Blattrand sich über ihn zurückschlägt oder einrollt: bei den Lygodien ist jedes einzelne Sporangium von einer taschenförmigen Wucherung des Blattgewebes, wie von einer Bractee ver-

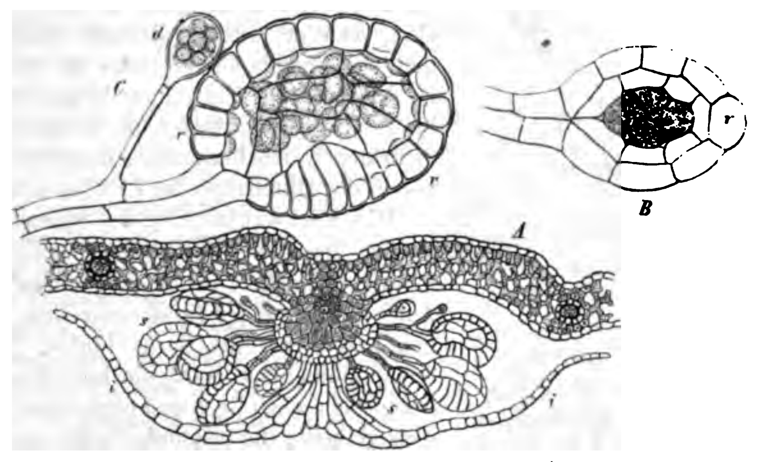


Fig. 266. Aspidium filix mas. — A Querschnitt des Blattes mit einem aus den Sporangien s und dem Indusium i i bestehenden Sorus; rechts und links im Mesophyll des Blattes je ein kleiner Fibrovasalstrang, dessen Gefässbündelscheide an den nach innen gekehrten Wänden die dunkelbraunen Verdickungen zeigt. — B junges Sporangium, der Stiel desselben steht senkrecht auf der Papierebene, r seine oberste Zelle; im Inneren sind vier Zellen sichtbar, die aus der Theilung der Centralzelle entstanden sind. — C Seitenansicht eines fast reifen Sporangiums, r r der Ring, die gestielte, dieser Art eigenthümliche Drüse; in der Kapsel scheinen die jungen, eben gebildeten Sporen durch.

llt[1]. — Sori bilden sich gewöhnlich nicht auf allen Blättern der erwachsenen lanze, zuweilen wechseln Gruppen fertiler mit Gruppen steriler Blätter in regel-ässiger Periodicität, wie bei Struthiopteris germanica; zuweilen sind die Sori gleichartiger Weise über die ganze Lamina vertheilt, in anderen Fällen an bestimmte Abschnitte derselben gebunden. Die fertilen Blätter können den sterilen Uebrigen gleich sein oder sich von diesen auffallend unterscheiden; Letzteres rd nicht selten dadurch bewirkt, dass die Entwickelung des Mesophylls zwischen d neben den fertilen Nerven ganz oder theilweise unterbleibt: das fertile Blatt er der fertile Theil eines solchen erscheint dann wie eine mit Sporangien be-

1) Obgleich die systematische Botanik diese Verhältnisse zur Charakteristik der Familien nutzt, ist doch die Morphologie derselben noch wenig bekannt; vor Allem wäre eine Entwickelungsgeschichte der aus sogen. verwachsenen Sporangien bestehenden Sori von Marattia, Kaulfussia, Danaea zu wünschen.

setzte Achre oder Rispe (Osmunda, Aneimia). — Gewöhnlich entstehen die Sp
rangien aus der Epidermis der Blattnerven und zwar auf der Unterseite d
Lamina; bei den Acrostichaceen aber nehmen sie ihren Ursprung sowohl von d
Nerven, wie von dem Mesophyll; sie bedecken bei Olfersia beide Blattflächen
den Seiten der Mittelrippe oder nur die Unterseite, wie bei Acrostichum. — Wen
wie gewöhnlich, die Nerven die alleinigen Träger der Sporangien sind, so könn
diese dem sterilen Nerven gleich sein, oder die fertilen Nerven erfahren an d
Stellen, wo sie die Sori tragen, verschiede
Veränderungen, sie schwellen polsterartig
(bilden ein Receptaculum), oder sie tret
über den Blattrand vor, wie bei den Hymeno
phyllaceen. Der Sorus kann dem Ende eine
Nerven aufsitzen, der dann nicht selten zwe
Gabeläste treibt, in deren Winkel der Soru
sitzt, oder er tritt als dorsaler Sorus hinte
dem Nervenende hervor, oder der Sorus läuf
an der Seite des Nerven auf längere Strecke
hin: zuweilen verlaufen die fertilen Nerve
dicht neben dem Blattrande, in anderen Fälle
neben der Mittelrippe der Lamina u. s. w.

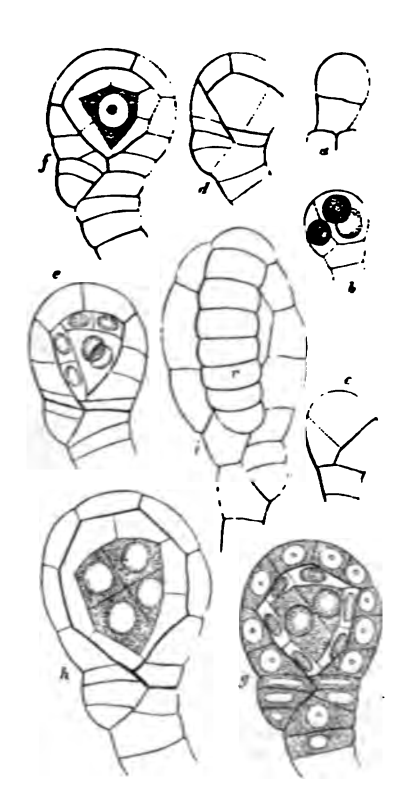


Fig. 267. Entwickelung des Sporangiums von Asplenium Trichomanes; Reihenfolge nach den Buchstaben *a* bis *i*. — Bei *i* ist *r* der Ring, die anderen Figuren sind im optischen Längsschnitt gesehen, ihr Ring würde senkrecht auf dem Papier stehen (Vergr. 550).

Die Entwickelung des Sporangiums[1]
ist nur bei den Polypodiaceen genauer be-
kannt: es entsteht aus einem papillenförmige
Auswuchs einer der Epidermiszellen, welch
den Keimboden des Sorus bilden. Vor de
Sporangiumanlage wird die betreffende Epi-
dermiszelle nach Rees erst noch einmal kreuz
weis getheilt; die genannte Papille wird durc
eine Querwand abgeschnitten, worauf nac
weiterer Verlängerung in der so gebildete
Mutterzelle des Sporangiums eine Querwan
auftritt; die untere Zelle liefert den Stiel, di
obere die Kapsel des Sporangiums. Die Stiel
zelle verwandelt sich durch intercalare Quer
theilungen und Längswände in meist dr
Zellreihen: die ungefähr halbkugelige Mutter
zelle der Kapsel wird zunächst durch vier suc
cessive, schiefe Theilungen in vier plancon
vexe Wandungszellen und eine tetraëdrische Innenzelle umgewandelt; in jene
erfolgen noch weitere Theilungen senkrecht zur Oberfläche, während die Innen-
zelle noch einmal vier tafelförmige Segmente bildet, welche parallel den äussere
Wandungszellen liegen. Auch diese inneren Wandungszellen theilen sich senk-
recht auf die Oberfläche der Kapsel, deren Wandung also zweischichtig (nach Rees
auch dreischichtig) wird. Die Zellen der äusseren Wandschicht, aus denen der

1 In demselben Sorus findet man, wenn die ersten Sporangien reifen, alle Entwicke-
lungsgrade der jungeren daneben.

Ring hervorgehen soll, theilen sich noch weiter durch auf der Oberfläche des Sporangiums und auf der Mittellinie des Ringes senkrechte, unter sich parallele Wände, bis die bestimmte Zellenzahl des Ringes erreicht ist; sie treten dann über die Oberfläche der Kapsel gewölbt hervor. Während nun ferner die tetraëdrische Centralzelle durch successive Zweitheilungen die Mutterzellen der Sporen bildet, werden die Zellen der inneren Wandschichten aufgelöst, der innere Raum des Sporangiums dadurch und durch das Flächenwachsthum der äusseren Wandschicht bedeutend erweitert, so dass der Complex der Mutterzellen (nach Rees sind es immer zwölf) ganz frei in der das Sporangium erfüllenden Flüssigkeit schwimmt (Fig. 266). Ueber die weiteren Einzelheiten ist Rees' cit. Arbeit nachzusehen; die Abbildungen Fig. 266 und Fig. 267 waren bereits in Holz geschnitten, als seine ausführlicheren Untersuchungen erschienen, und bestätigen seine Angaben in allen wesentlichen Puncten. Von Entstehung der Sporenmutterzellen durch freie Zellbildung, wie früher behauptet wurde, kann gar keine Rede sein. — Jede Mutterzelle (Fig. 268 *I*) ist bei Aspidium filix mas mit einem deutlichen Kern versehen, nach dessen Auflösung (*II*) zwei neue grosse, helle Kerne auftreten (*III*), zwischen denen zuweilen eine deutliche Trennungslinie zu sehen ist. Nach Auflösung dieser eine beginnende Zweitheilung andeutenden Kerne erscheinen vier neue kleinere Kerne (*IV*), worauf die Mutterzelle in vier Sporenzellen zerfällt (*V*), deren gegenseitige Lagerung, wie Fig. *VI*, *VII*, *VIII* zeigt, verschieden ist. Die Spore umkleidet sich nun mit ihrer Haut, die sich in ein aus Zellstoff bestehendes Endosporium und ein cuticularisirtes, braunes, mit Leisten versehenes Exosporium differenzirt (*IX*); der Inhalt der Spore bildet Chlorophyll. — Die Sporen vieler Polypodiaceen sind durch lange dauernde Keimfähigkeit, aber auch durch langsame Keimung ausgezeichnet, die der Hymenophyllaceen beginnen ihre Keimung oft schon in der Kapsel.

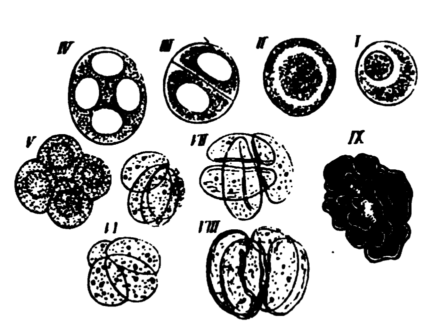


Fig. 268. Sporenentwickelung von Aspidium filix mas (550). Vergl. den Text.

Die systematische Eintheilung der Farne, wie sie in den Handbüchern gewöhnlich gegeben wird, ist künstlich auf die Form des fertigen Sporangiums und Sorus gegründet; genauer bekannt sind nur die oben mehrfach genannten Gruppen, und es scheint gewiss, dass die Hymenophyllaceen die niedrigsten, mit den Muscineen am nächsten verwandten Formen enthalten; die verwandtschaftliche Verknüpfung der übrigen Familien mit dieser und unter einander ist unbekannt; wahrscheinlich bilden aber die Hymenophyllaceen den Ausgangspunct für zwei oder mehr Reihen von Familien. — Mettenius (Fil. horti bot. Lips.) unterscheidet folgende Familien, die ich in einer veränderten Reihenfolge aufführe:

1) Hymenophyllaceen,
2) Gleicheniaceen,
3) Schizaeaceen,
4) Osmundaceen,
5) Marattiaceen (siehe unten),
6) Cyatheaceen,
7) Polypodiaceen.

Bei der nun folgenden Charakteristik der Familien folge ich den Diagnosen von Mettenius, hebe aber zugleich einzelne Thatsachen hervor, die zur Vervollständigung der obigen morphologischen Angaben dienen mögen.

1) Hymenophyllaceen: Die Sporangien haben einen schiefen oder querliegender vollständigen Ring, springen daher mit einem Längsriss auf und entstehen auf einer übe den Blattrand hinausragenden Verlängerung der fertilen Nerven (der Columella), welch von einem becherförmigen Indusium umgeben ist. — Die Antheridien und Archegonien ent stehen vorzugsweise an den Flächenprothallien und zwar aus deren Randzellen, für letzter wird ein mehrschichtiges Basalpolster angelegt. — Das Mesophyll der Blätter besteht mei aus einer einzigen Zellenschicht und ist dann selbstredend frei von Spaltöffnungen, die abe bei Loxosoma auf dem mehrschichtigen Blatt sich finden. — Der häufig kriechende Stamn ist meist sehr dünn und mit einem axilen Fibrovasalstrange versehen. — Echte Wurzeli treten nicht bei allen Arten auf; wo sie fehlen, ist der Stamm selbst mit Wurzelhaaren bekleidet; als wurzellos wurden von Mettenius eine grosse Zahl von Trichomanesarten erkannt, und in diesen Fällen nehmen die Verzweigungen des Stammes ein täuschend wur zelähnliches Aussehen an. Die Axen eilen der Entwickelung der Blätter weit voraus, gewöhn lich haben mehrere Internodien ihr Wachsthum völlig abgeschlossen, während die zuge hörigen Blätter noch sehr klein sind, solche scheinbar (oder wirklich?) blattlose Sprosse verzweigen sich oft noch vielfach. — Auch die Gewebebildung dieser Familien zeigt viel Eigen- thümliches, worüber Mettenius (Hymenophyllaceae l. c.) nachzusehen ist. — Das fertile, über den Blattrand hinausragende Ende der Blattnerven (die Columella) verlängert sich durch intercalares Wachsthum, und dem entsprechend werden die neu hinzukommenden Sporangien in basipetaler Folge erzeugt; sie sind schraubenlinig an der Columella angeordnet. — Die sitzenden (?) Sporangien sind biconvex, mit der einen Convexität der Columella angeheftet; der beide Convexitäten trennende Ring ist meist schräg und theilt den Umfang in ungleiche Hälften, er springt wulstartig hervor; bei Loxosoma sind die Sporangien birnförmig und deutlich gestielt. Paraphysen kommen nur bei manchen Hymenophyllumarten vor.

2) Die Gleicheniaceen haben sitzende Sporangien mit vollständigem, transversalem Ring, daher longitudinale Dehiscenz; die Sori sind dorsal, ohne Indusium, meist von wenigen, zuweilen nur von drei oder vier Sporangien gebildet. Die Innovation der Blattspreite wurde oben erwähnt. Blattstiel nicht articulirt.

3) Schizaeaceen: Die ei- oder birnförmigen Sporangien sind sitzend oder kurz gestielt; der Ring bildet eine scheitelständige, kappenähnliche Zone und geht rings um (ist vollständig); die Dehiscenz ist demnach longitudinal. Der Blattstiel aller Arten enthält nur einen Fibrovasalstrang. Bei den Ligodien ist der unbegrenzt fortwachsende Blattstiel windend, die primären Auszweigungen desselben sind begrenzt durch eine nicht aufgerollte (knospenähnliche) Spreite, die sich bei L. tenue zu einem unbegrenzt fortwachsenden Blattstiel umbilden kann; die beiden Blattfiedern am Grunde jedes primären Blattzweiges haben begrenzte, flächig ausgebreitete Lamina. Die fertilen Lacinien sind ährenförmig, sie tragen auf der Unterseite je zwei Reihen von Sporangien, deren jedes in einem taschenförmigen Auswuchs des Blattgewebes steckt. Hierher gehört auch Schizaea und Aneimia.

4) Osmundaceen: Sporangien kurz gestielt, unsymmetrisch rundlich, auf der einen Seite statt des Ringes mit einer eigenthümlich ausgebildeten Zellgruppe unter dem Scheitel; auf der anderen Seite longitudinal aufspringend. Bei Osmunda sind die fertilen Blätter oder Blattstiele contrahirt, d. h. ihr Mesophyll nicht entwickelt, bei Todea den sterilen ähnlich.

5) Cyatheaceen: die Sporangien haben einen vollständigen, schiefen, excentrischen Ring und transversale Dehiscenz: Indusien verschieden oder keines, Sorus häufig auf einem stark entwickelten Receptaculum. Blattstiel nicht articulirt, continuirlich in den Stamm übergehend. Die Gattungen Cibotium, Balantium, Alsophila, Hemitelia, Cyathea enthalten Arten mit säulenförmigem Stamm, mit grossen, oft vielfach gefiederten Blättern.

6) Polypodiaceen: Sporangien mit einem verticalen (d. h. longitudinalen) unvollständigen Ring, daher quer aufspringend; dieses die artenreichste Familie der Farne. Mettenius unterscheidet folgende Unterabtheilungen:

a) **Acrosticheen**: der Sorus bedeckt Mesophyll und Nerven der Unterseite oder beider Seiten oder sitzt auf einem verdickten Receptaculum, welches am Nerven hinläuft; ohne ndusium. (Acrostichum, Polybotrya.)

b) **Polypodieen**: der Sorus occupirt entweder den Längslauf der Nerven oder esondere Anastomosen derselben oder den Rücken oder das verdickte Ende eines Nerven; ler Sorus ist nackt, sehr selten mit seitlichem Indusium. (Polypodium, Adianthum, Pteris).

c) **Asplenieen**: Sorus einseitig am Lauf der Nerven, durch ein seitliches Indusium edeckt, selten ohne Indusium; oder der Sorus überschreitet an der Spitze den Rücken der Nerven und wird von einem diesem entspringenden Indusium bedeckt, oder der Sorus occupirt eigenthümliche Anastomosen der Nerven und ist einseitig mit einem an der Nervenseite freien Indusium bedeckt; Blattstiel nicht articulirt. (Blechnum, Asplenium, Scolopendrium).

d) **Aspidieen**: der Sorus ist dorsal, mit Indusium, selten terminal und ohne Indusium. (Aspidium, Phegopteris).

e) **Davallieen**: Sorus terminal oder gabelständig, mit Indusium oder an einem intramarginalen anastomotischen Nervenbogen und mit einem am äusseren Rande freien, becherförmigen Indusium bedeckt. (Davallia, Nephrolepis).

merkung. Die bisher zu den Farnen gezählten Marattiaceen müssen nach den vorläufigen Angaben Russow's und den neuen Untersuchungen Luerssen's (Habilitationsschrift, Leipzig 1872) wegen ihrer ganz verschiedenen Sporangiumbildung von diesen getrennt und den Ophioglosseen (und Equiseten) angereiht werden. Die grossen Sporangien von Marattia sitzen vereinzelt auf Seitennerven der Fiederblättchen, denen sie mit schmaler leistenförmiger Basis (Stiel) angeheftet sind; zwei Längsreihen von Loculamenten enthalten die Sporen, die nicht, wie bei den echten Farnen, aus einer einzigen Urmutterzelle (Centralzelle), sondern aus zahlreichen, anfangs einen das Loculement erfüllenden Gewebecomplex von Urmutterzellen hervorgehen. Das einzelne Loculament des Marattiasporangiums entspricht insofern dem einzelnen Sporangium von Ophioglossum. Auf nähere Verwandschaft mit den Ophioglosseen dürften auch die Stipulargebilde der Marattieen hinweisen, die den Farnen fremd, eine gewisse Aehnlichkeit mit denen der Ophioglosseen darbieten.

Classe 7.

Die Schachtelhalme[1]).

1) **Geschlechtliche Generation, Prothallium.** Die soeben gereiften ren der Equiseten (die ihre Keimfähigkeit nur wenige Tage behalten) zeigen,

---

1) G. W. Bischoff: Die kryptogamischen Gewächse (Nürnberg 1828). — W. Hofmeister: I. Unters. (1851). — Derselbe: Ueber die Keimung der Equiseten (Abh. d. k. Sächs. Ges. iss. 1855. IV, 168). — Derselbe: Ueber Sporenentwickelung der Equiseten (Jahrb. f. wiss. III, p. 283). — Thuret (in Ann. des sciences nat. 1851. XVI, 31). — Sanio: Ueber Epiderund Spaltöffn. des Equis. (Linnaea Bd. 29, Hft. 4). — C. Cramer: Längenwachsthum und bebildung bei Equ. arvense und sylvaticum (Pflanzenphys. Unters. von Nägeli und Cramer. 855). — Duval-Jouve: Histoire naturelle des Equisetum (Paris 1864). — H. Schacht: Die natozoiden im Pflanzenreich (Braunschweig 1864). — Max Rees: Entwickelungsgeschichte tammspitze von Equis. (Jahrb. f. wiss. Bot. 1867. VI, 209). — Milde: Monographia equium in Nova acta Acad. Leop. Carolinae. XXXV. 1867. — Nägeli und Leitgeb: Entstehung Wachsthum der Wurzeln (Beitr. zur wissenschaftl. Bot. von Nägeli. Heft IV. München . — Pfitzer: über die Schutzscheide (Jahrb. für wissensch. Bot. VI. 297).

auf Wasser oder feuchten Boden gesäet, die ersten Vorbereitungen zur Keimu schon nach wenigen Stunden; im Verlauf einiger Tage entwickelt sich das Pr thallium zu einem mehrzelligen Lappen, dessen weiteres Wachsthum indess sehr langsam fortschreitet. — Die mit einem Zellkern und Chlorophyllkörnern ve sehene Spore vergrössert sich mit beginnender Keimung, wird birnförmig u theilt sich in zwei Zellen, deren eine kleinere fast nur farblosen Inhalt in si aufnimmt und bald zu einem langen hyalin Wurzelhaar auswächst (Fig. 269 *I*, *II*, *III* u während die vordere grössere die sich dur Theilung mehrenden Chlorophyllkörner der Spo in sich aufnimmt und unter weiteren Theilung den an der Spitze fortwachsenden, sich bal verzweigenden ersten Prothalliumlappen erzeu (*III*—*VI*). Die Zellenvermehrung ist dabei ein anscheinend sehr unregelmässige; schon di ersten Theilungen sind verschieden; bald ist di erste Wand in der chlorophyllhaltigen primäre Scheitelzelle wenig geneigt gegen die Längsax des Pflänzchens (bei E. Telmateja zuweilen dichotomirend); in anderen Fällen dagegen wächs diese Zelle in einen längeren Schlauch aus, dessen Scheiteltheil durch eine Querwand abgeschnitten wird (zuweilen bei L. arvense). Da fernere Wachsthum wird durch eine oder mehrere Scheitelzellen vermittelt, die sich durc Querwände theilen, während in den Segmente Längswände in schwer erkennbarer Ordnung auf treten; durch Ausstülpung seitlicher Zellen wer den Verzweigungen angelegt, die dann in ähn licher Weise fortwachsen; dabei findet bestän dige Vermehrung der Chlorophyllkörner durc Theilung in den sich vermehrenden Zellen stat Die jungen Prothallien sind bei E. Telmateja ge wöhnlich schmal, bandartig, aus einer Zellschic gebildet. Die älteren Prothallien sind bei ander Arten und wohl auch bei jener unregelmäss lappig verzweigt, einer der Lappen gewinnt eh oder später die Oberhand, wird dicker, fleisch mehrschichtig und treibt auf seiner Untersei Wurzelhaare.

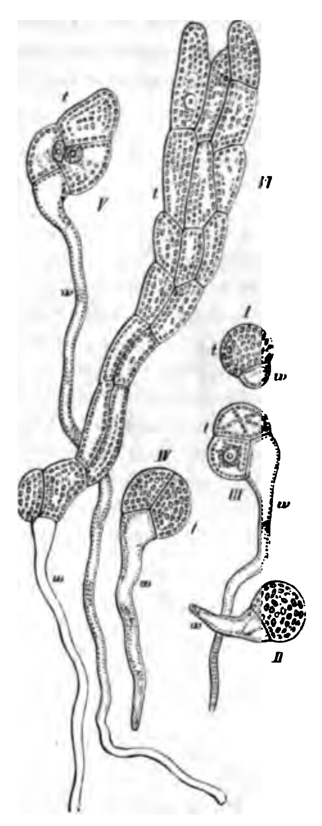


Fig. 269. Erste Entwickelungsstadien des Prothalliums von Equisetum Telmateja; *w* überall das erste Wurzelhaar, *t* die Anlage des Thallus; Entwickelungsfolge nach den Nummern *I*—*VI*. (Vergr. ungef. 200).

Die Prothallien der Equiseten sind vorwiegend diöcisch; die männlichen ble ben kleiner und erreichen einige Millimeter Länge, nur an spät erscheinend Sprossen bilden sie in Ausnahmefällen Archegonien (Hofmeister); die weiblich werden viel grösser (bis $^1/_2$ Zoll); Hofmeister vergleicht sie mit dem Thallus v Anthoceros punctatus, Duval-Jouve mit einem krausen Endivienblatt. Nach de letztgenannten Autor erscheinen die Antheridien etwa fünf Wochen nach d Keimung, die Archegonien weit später. Diese Angaben beziehen sich vorzug

weise auf E. arvense, limosum, palustre, nach Duval-Jouve sind die Prothallien von E. Telmateja und sylvaticum breiter und weniger verzweigt, die von ramosissimum und variegatum mehr schmächtig und verlängert.

Die **Antheridien** entstehen am Ende oder am Rand der grösseren Lappen des männlichen Prothalliums. Die Scheitelzellen der Hüllschicht des Antheridiums enthalten wenig oder kein Chlorophyll, sie weichen (ähnlich wie bei den Lebermoosen) bei Wasserzutritt aus einander, um die noch in Bläschen eingeschlossenen Spermatozoiden, deren Zahl 100—150 ist, zu entlassen. Von den zwei bis drei Windungen des Spermatozoids, welches hier grösser ist, als bei anderen Kryptogamen, trägt die hintere dickere einen Anhang auf der Innenseite, den Hofmeister als undulirende Flosse, Schacht als dünnwandige Protoplasmablase bezeichnet, in welcher Stärkekörnchen und Saft enthalten sind (vergl. die Farne und Lycopodiaceen).

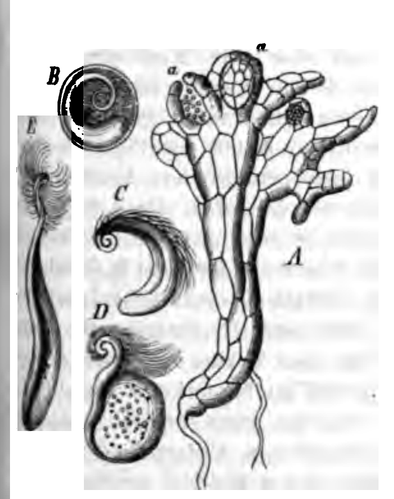


Fig. 270. *A* männliches Prothallium mit den ersten Antheridien *a* von Equisetum arvense nach Hofmeister (200); *B—E* Spermatozoiden von Equisetum Telmateja nach Schacht.

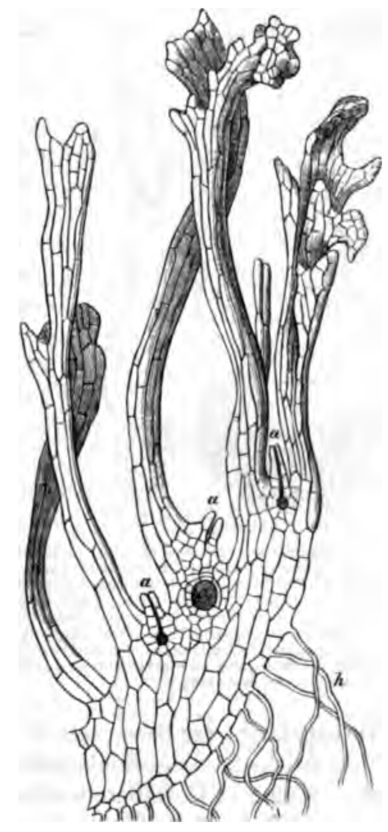


Fig. 271. Senkrecht durchschnittener Lappen eines starken weiblichen Prothalliums von Equisetum arvense nach Hofmeister; bei *a a a* zwei fehlgeschlagene und ein befruchtetes Archegonium; *h* Wurzelhaare (Vergr. ungefähr 60).

Die **Archegonien** entstehen aus der Vermehrung einzelner Zellen des Vorderrandes der dickfleischigen Lappen des weiblichen Prothalliums; indem der Thallus unter ihnen fortwächst, kommen sie, ähnlich wie bei Pellia, auf seine Oberseite zu stehen. Die Mutterzelle der Archegonien wird nach beträchtlicher

Auswölbung durch eine der Thallusfläche parallel laufende Wand gethei
untere beider Tochterzellen, dem Gewebe völlig eingesenkt, wird zur Centr
aus der äusseren bildet sich der Hals, der später aus vier parallelen Zel
besteht. Die oberen vier Zellen werden sehr lang, die mittleren vier l
kürzer, die vier unteren strecken sich kaum und tragen gleich den die Cent
umgebenden Zellen des Thallus durch ihre Vermehrung zur Bildung der e
zweischichtigen Bauchwand des Archegoniums bei. In der Centralzelle e
das Ei. Die vier oberen langen Halszellen biegen sich, wenn der Halscan
steht, halbkreisförmig radial nach aussen, einem vierarmigen Anker ähnlic
Unmittelbar nach der Befruchtung schliesst sich der Halscanal, die Eizelle
Kern verschwindet, vergrössert sich, die Zellen der sie umgebenden Bauc
des Archegoniums beginnen sich lebhaft zu vermehren.

2) Entwickelung der sporenbildenden Generation,
Schachtelhalms. Die Bildung des Embryos aus der Eizelle erfolgt
Theilungen, deren erste zur Axe des Archegoniums geneigt ist, worauf ir
der beiden Zellen nach Hofmeiste
der ersten Wand senkrecht aufg
Theilungswand folgt; der Embry
scheint aus vier wie Kugelquad
gelagerten Zellen zusammengesetzt
dem unteren Quadranten entsteh
dem genannten Autor der Fuss (
auch hier als primäre Axe bezei
aus einem der seitlichen die Anla
ersten Sprosses, der sich bald auf
und einen Ringwulst als erste Blatt
die dann dreizähnig auswächst (l
erzeugt; erst jetzt (?) entsteht di
Wurzel aus einer inneren Geweb
Es ist hierbei zu bemerken, das
meister's letztgenannte Angabe ein
einen wesentlichen Unterschied i
Anlage der ersten Wurzel der Eq
und der übrigen Gefässkryptogame
statiren würde, dass andrerseits di
stehung der ersten beblätterten A
einem der Quadranten des Embryo
den Verhältnissen der Farne und Rhizocarpeen entspricht, dafür aber m
sonstigen Wachsthum der Equiseten nicht übereinstimmt, da bei ihnen alle ü
Sprosse aus inneren Gewebezellen hervorgehen. Dem gegenüber behauptet l
Jouve in der That, dass die erste blättertragende Axe im Innern des bereit
zelligen Embryos seitlich angelegt wird, so dass also auch der erste Spro
Equiseten endogener Bildung wäre. Bei den unerklärlichen Irrthümern

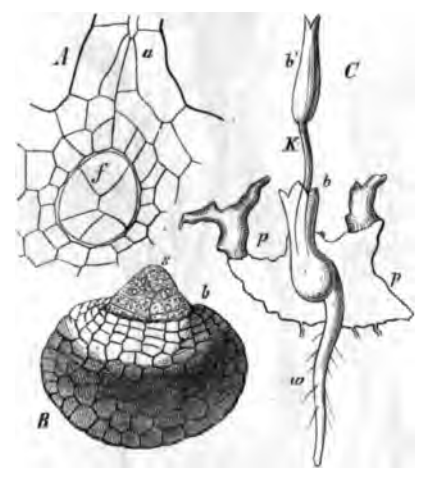


Fig. 272. Entwickelung des Embryos von Equisetum arvense nach Hofmeister; *A* senkrecht durchschnittenes Archegonium *a* mit dem Embryo *f* (200); *B* weiter entwickelter, frei präparirter Embryo; *b* erste Blattanlage, *s* Scheitel des ersten Sprosses (200); *C* senkrechter Durchschnitt eines Prothalliumlappens *p p* mit einem jungen Schachtelhalm, dessen erste Wurzel *w*, dessen Blattscheiden *b b* sind (10 mal vergr.).

1) Neuere Beobachtungen nach den bei den Farnen und Rhizocarpeen gewonnei
sichtspunkten fehlen; nach der Analogie darf man auch hier die Bildung einer »Canalze
was damit zusammenhängt, vermuthen.

Schriftstellers bezüglich des Scheitelwachsthums ist allerdings auf seine Aussage Hofmeister'n gegenüber wenig Werth zu legen; die Frage ist aber jedenfalls neuer Untersuchungen werth.

Der erste, Blätter tragende Spross wächst aufwärts und bildet 10—15 Internodien mit dreizähnigen Scheidenblättern; bald erzeugt er an seiner Basis einen neuen stärkeren Spross mit vierzähnigen Scheiden (E. arvense, pratense, variegatum, Hofmeister), der seinerseits neuen Sprossgenerationen den Ursprung giebt, die immer dickere Stengel und zahlreichere Scheidenzähne entwickeln: zuweilen schon der dritte oder einer der folgenden Sprosse dringt abwärts in den Boden ein, um das erste perennirende Rhizom zu bilden, welches nun seinerseits von Jahr zu Jahr neue unterirdische Rhizome und aufstrebende Laubsprosse erzeugt.

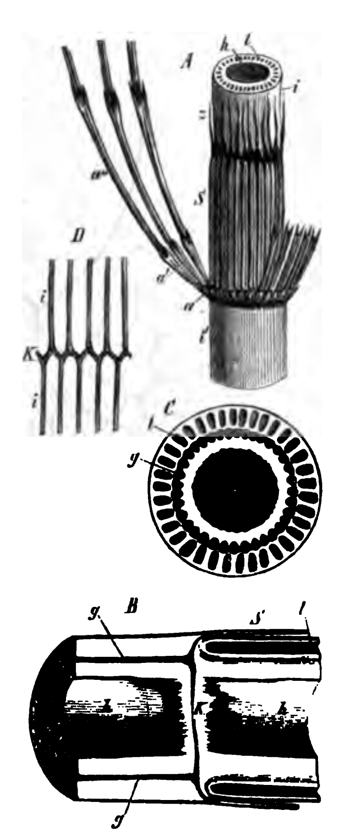


Fig. 260. Equisetum Telmateja: *A* Stück eines aufrechten Stammes in nat. Gr. *i*, *i'* Internodien; *h* Centralhöhle derselben, *l* Lacunen der Rinde; *S* Blattscheide, *z* deren Gipfel; *a*, *a'*, *a''* die unteren Glieder dünner Laubsprosse. — *B* Längsschnitt eines Rhizoms etwa 2mal vergr.; *k* Querwand zwischen den Höhlungen *h h*, *g* Fibrovasalstränge, *l* Rindenlacunen, *S* Blattscheide. — *C* Querschnitt eines Rhizoms, etwa 2mal vergr.; *g* und *l* wie vorhin. — *D* Fibrovasalstrangverbindungen *k* eines oberen und eines unteren Internodiums *i*, *i'*, bei *K* der Knoten.

Um das Verständniss des W a c h s t h u m s d e s S t a m m e s u n d d e r B l ä t t e r zu erleichtern, ist es nöthig, zuvor einen Blick auf ihre Architectur im fertigen Zustand zu werfen. Jeder Equisetenspross besteht aus einer Reihe meist hohler, an ihrer Basis durch eine dünne Querwand geschlossener Axenglieder (Internodien), deren jedes oben in eine das nächste Internodium umfassende Blattscheide übergeht, die ihrerseits am oberen Rande in drei, vier, meist mehr Zipfel sich spaltet; aus jedem Scheidenzipfel läuft ein Fibrovasalstrang in das Internodium hinab, geradlinig bis zum nächstälteren Knoten, parallel mit den übrigen Strängen desselben Internodiums; am unteren Ende spaltet sich jeder Strang in zwei kurze, divergirende Schenkel, durch welche er sich mit den zwei benachbarten Strängen des nächst unteren Internodiums, da wo sie aus ihren Scheidenzipfeln in dieses hinabsteigen, verbindet; die Stammglieder und ihre Quirle (Blattscheiden) alterniren nämlich, und da in jedem Glied die Anordnung der Stränge, Blattzipfel, vorspringenden Längsleisten und Thäler (Rillen) genau regelmässig im Querschnitt sich wiederholt, so treffen immer die Bildungen eines Gliedes in die Zwischenräume der homologen Bildungen des nächst oberen und nächst unteren Gliedes. Zeigt das Internodium auf seiner Oberfläche vorspringende Längsleisten, so läuft je eine solche aus der Spitze jedes Blattzipfels, parallel mit den anderen, bis zur Basis des Internodiums hinab; zwischen je zwei Blattzipfeln beginnt eine Rille oder Rinne, die sich ebenfalls bis zur Basis des Internodiums fortsetzt. Die vorspringenden Leisten liegen auf denselben Radien, wie die Fibrovasalstränge, deren jeder

einen Luftcanal (wesentliche Lacune) enthält, die Thäler oder Rinnen lieg auf denselben Radien mit den Lacunen des Rindengewebes (die zuweilen fehl und alterniren mit den Fibrovasalsträngen. — Die Zweige und Wurzeln en springen ausschliesslich innerhalb der Basis der Blattscheide. Wie diese ein Qu ist, so sind auch Zweige und Wurzeln in Quirlen geordnet. Die Zweige si sämmtlich endogener Entstehung, sie entspringen im Innern des Basalgewebes d

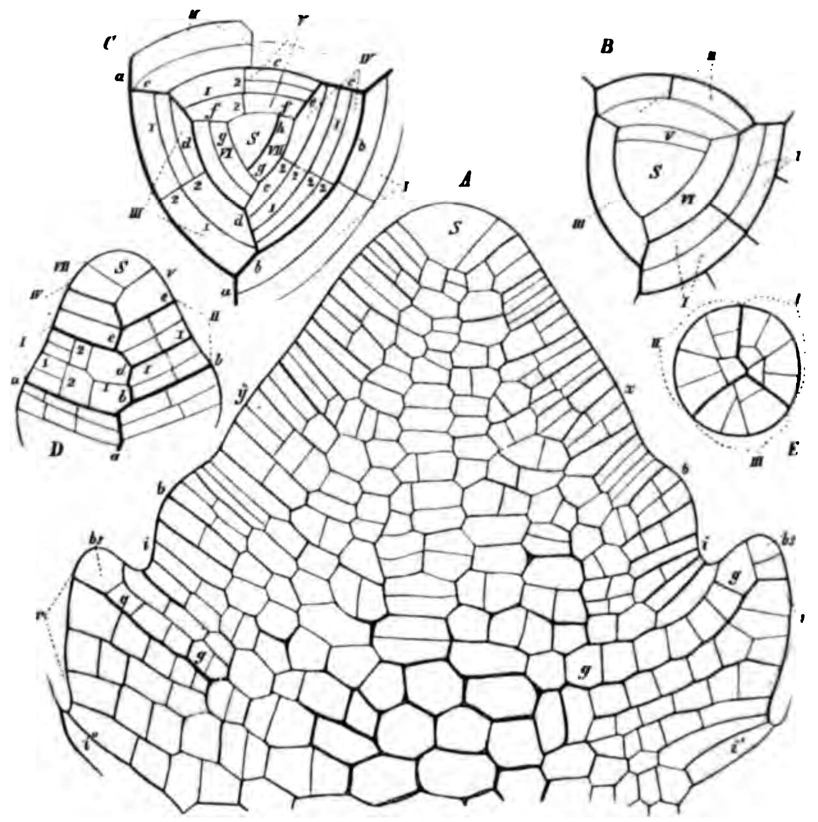


Fig. 273. *A* Längsschnitt des Stammendes einer unterirdischen Knospe von Equisetum Telmateja; *S* Scheitelzell *xy* erste Andeutung eines Ringwalles zur Blattbildung, *bb* ein älterer solcher; *bs bs* die Scheitelzellen eines sch stark hervorgetretenen Blattwulstes; *r r* Anlage des Rindengewebes der Internodien, *g g* Zellreihen, aus denen d Blattgewebe und dessen Fibrovasalstrang hervorgeht; *i i* die unteren Zellschichten der Segmente, die sich an d Blattbildung nicht betheiligen (nach der Natur). — *B* Horizontalprojection der Scheitelansicht eines Stammend von Equisetum Telmateja; *s* Scheitelzelle, *I—V* die successiven Segmente, die älteren weiter getheilt. — *C*, *D*, nach Cramer; *C* Horizontalprojection der Scheitelansicht von Equisetum arvense; *D* optischer Längsschnitt ein sehr schmächtigen Stammendes; *E* Querschnitt des Stammendes nach dem Auftreten der Sextantenwände u ersten Tangentialwände. Die römischen Ziffern bezeichnen die Segmente, die arabischen die in ihnen auftretend Wände ihrer Reihenfolge nach; die Buchstaben die Hauptwände der Segmente.

Blattscheide, auf einem Radius des Stammes, der zwischen die Fibrovasalsträng also auch zwischen die Blattzipfel der Scheide trifft; unter jeder Zweigknospe kan eine Wurzel entstehen; beide durchbrechen die Blattscheide an ihrer Basis. — I diesen Verhältnissen stimmen alle Stammglieder überein, sie mögen als unter irdische Rhizome, als Knollen, als aufstrebende Stengel, als Laubzweige oder a Sporangienträger entwickelt sein.

›n zahlreichen jüngeren Blattscheiden umhüllte Stammende gipfelt in
›n Scheitelzelle, deren obere Wandung kugelig gewölbt ist, wäh-
ch unten und seitlich von drei fast planen Wänden begrenzt wird; die
e hat somit die Form einer dreiseitigen umgekehrten Pyramide, deren
ekehrte Basalfläche ein beinahe gleichseitiges sphärisches Dreieck ist.
ıte werden durch Wände abgeschnitten, welche den schiefen Seiten der
e, d. h. den jüngsten Hauptwänden der Segmente parallel sind; die
inig nach $^1/_3$ geordneten Segmente liegen zugleich in drei graden
Jedes Segment hat die
· dreiseitigen Tafel mit
en und unteren drei-
ıuptwand, einer rechts
links liegenden vier-
eitenwand und einer
ekrümmten vierseitigen
les Segment theilt sich,
und Rees gezeigt haben
·stätigt fand, zunächst
ıe den Hauptwänden
Vand (Halbirungswand)
›iche auf einander lie-
ln von der halben Höhe
ts; dann wird im regel-
Falle jede Segment-
h eine beinahe radiale,
Wand (Sextantenwand)
halbirt; das Segment
n aus vier Zellen, von
über einander liegende
ıtrum reichen, die zwei
·ht, weil die Sextanten-
eigentlich radial steht,
ı Innern an eine der
le des Segmentes (an
·he Wand) sich ansetzt
E). In den vier Zellen
ıentes folgen nun noch
ıge Regel Theilungen
·n Haupt- und Seiten-
und bald treten auch

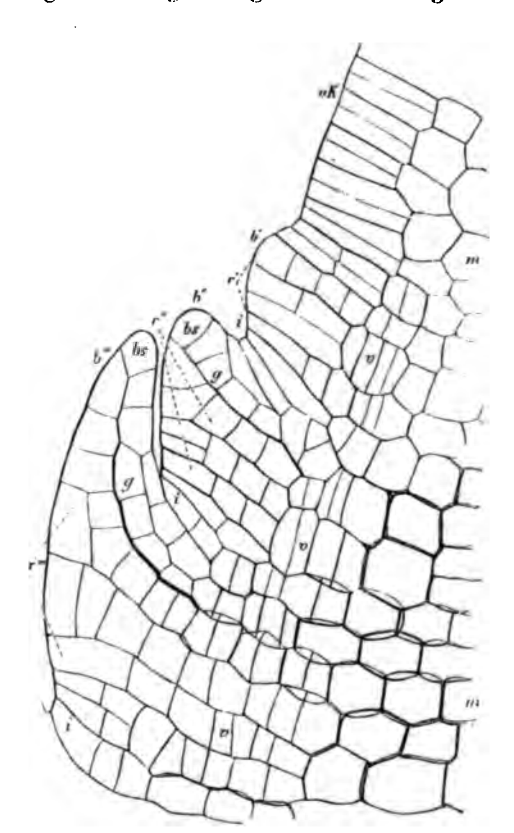


Fig. 274. Equisetum Telmateja, linke Hälfte eines radialen Längsschnittes unterhalb des Scheitels einer unterirdischen Knospe (im September); *vk* unterer Theil des Vegetationskegels; *b'*, *b''*, *b'''* Blätter, *bs* deren Scheitelzellen; *r'*, *r''*, *r'''* Rindengewebe der entsprechenden Internodien; *m*, *m* Mark; *v v v* Verdickungsring; *g g* Zellschicht, aus welcher der Fibrovasalstrang des Blattzipfels entsteht.

ıle Theilungen ein, wodurch das Segment in Innen- und Aussen-
llt, in denen nun weitere Theilungen erfolgen; jene liefern das Mark,
i der Streckung des Stammes bis auf die Querwand an der Basis
ıodiums bald zerstört wird, diese erzeugen die Blätter und das ge-
webe der hohlen Internodien. — Die Segmente sind, wie erwähnt,
e nach in einer Schraubenlinie nach $^1/_3$ geordnet, und da jedes Seg-
Ausnahme (wie bei den Moosen) ein Blatt oder doch einen Theil einer

Blattscheide erzeugt, so müssten auch die Blätter der Equiseten einer den umlaufenden Schraubenlinie eingefügt sein; das ist nun in der That zuw bei abnormem Wachsthum; bei normalem Wuchs aber findet schon frühzei kleine Verschiebung statt, der Art, das immer drei Segmente, welche eine lauf bilden, sich zu einer Querscheibe des Stammes anordnen, wobei ihre A flächen eine Ringzone darstellen Rees, der dies Verhalten entdec werden die drei Segmente eine laufs rasch hinter einander ge während zwischen dem letzte ment des vorhergehenden un ersten des folgenden Umlaufs ein gere Zeit vergeht. So entstel durch verschiedenes Wachsthu Segmente in der Längsrichtur jedem Umlauf der Wendelt welche durch die Segmente dar wird, die Anlage eines Quirl somit streng genommen ein un weil durch nachträgliche Versch entstandener Quirl ist. — Jede mentquirl bildet nun eine Blatts und das darunter liegende Intern des Stammes. — Während der A nung dreier Segmente in eine scheibe finden die oben erw Theilungen in ihnen statt, wobe Segment in einen vier- bis schichtigen Zellkörper übergeht bald ihr Umfang eine Querzone beginnt die Entwickelung der anlage durch das Wachsthum de senzellen der Segmente; sie einen Ringwall; eine der oberen schichten des Segments tritt am sten nach aussen vor, bild Scheitel (die kreisförmige Scheit des Walles (*bs* in Fig. 273, 274, *b* ihre am meisten nach aussen lieg Zellen (Scheitelzellen) theilen sich abwechselnd der Stammaxe zu- und abgeneigte Wände, während die kreisf Scheitellinie sich immer mehr erhebt und so der Ringwall selbst zu ein Stammende umhüllenden Scheide wird. Dieselbe Zellschicht, deren äu Zellen die Scheitellinie des Ringwalles darstellen, bildet im Innern der S ein Theilungsgewebe, in welchem die Fibrovasalstränge der Blattscheide ents Die unteren Zellschichten des Segmentquirls wachsen nur wenig nach auss oben, theilen sich durch senkrechte, später lebhaft durch Querwände und

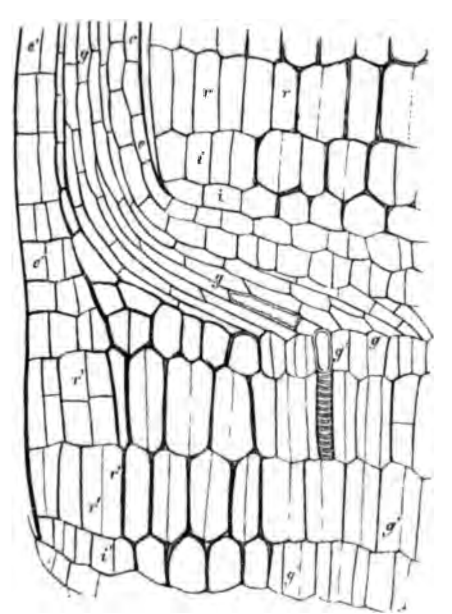


Fig. 275. Wie die vorige Figur, aber tiefer unter dem Scheitel; zeigt die weiter fortgeschrittene Differenzirung von Blattscheide und Internodium; *r r* Rinde des oberen, *r' r' r'* die des unteren Internodiums; *e e* die innere, *e' e'* die äussere Epidermis der Blattscheide; *g g* der dem Blatt angehörige Schenkel des Fibrovasalstranges, *g' g' g'* der dem Internodium angehörende absteigende Schenkel desselben; wo sie zusammentreffen, entsteht das erste Ringgefäss.



Fig. 276. Aussenansicht dreier Zipfel einer jungen Blattscheide von Equisetum Telmateja.

webe des Internodiums, welches in das Blattgewebe continuirlich über-
innerhalb liegende senkrechte (hohlcylindrische) Schicht dieses Gewebes
v v) zeichnet sich durch zahlreiche Längstheilungen aus, sie bildet einen
ing (oder Verdickungsring im Sinne Sanio's), in welchem die senkrecht
den Fibrovasalstränge des Internodiums angelegt werden; die letzteren
Verlängerungen der Stränge der Blattzipfel, mit denen sie wie Fig. 275
, in einem stumpfen Winkel zusammentreffen und dann bogenförmig zur
gemeinsamer Stränge verschmelzen. Die ausserhalb dieses die Stränge
den Meristemringes liegenden Zellschichten erzeugen die Rinde des Inter-
zwischen ihren Zellen treten
ührende Interstitien auf. — Auf
ttellinie des Ringwalles, der
scheide bildet, treten schon
an mehreren regelmässig
n Puncten die Anlagen der
e (Scheidenzähne) als Protu-
hervor, deren jede in eine
i Scheitelzellen endigt (Fig.

Equiseten sind die einzige
lasse, deren Verzweigung
sslich auf der Bildung endo-
eitenknospen beruht. Sie ent-
Gewebe der jüngsten Blatt-
schon lange vor der Differen-
er Fibrovasalstränge an den
welche senkrecht unter dem
wischen je zwei Scheidenzäh-
n, mit diesen also alternirend.
hologische Ort ihrer Entstehung
nicht genau präcisirt: wahr-
ist es eine Zelle derjenigen
welche auch den Fibrovasal-
den Ursprung giebt, aus wel-
eine Knospe entwickelt. Hof-
eigte zuerst, dass jede Knospe
r Zelle des inneren Gewebes
t, und wenn ich selbst auch
nzelligen Zustände gesehen
fand ich doch Zweiganlagen,
us zwei bis vier Zellen bestanden; sie zeigten, dass schon die ersten
ungen der Zweigmutterzelle nach drei Richtungen so geneigt sind, dass
ofort eine dreiseitig pyramidale Scheitelzelle zu Stande kommt; die ersten
ungen bilden also die ersten drei Segmente. Seitliche Knospen der Rhi-

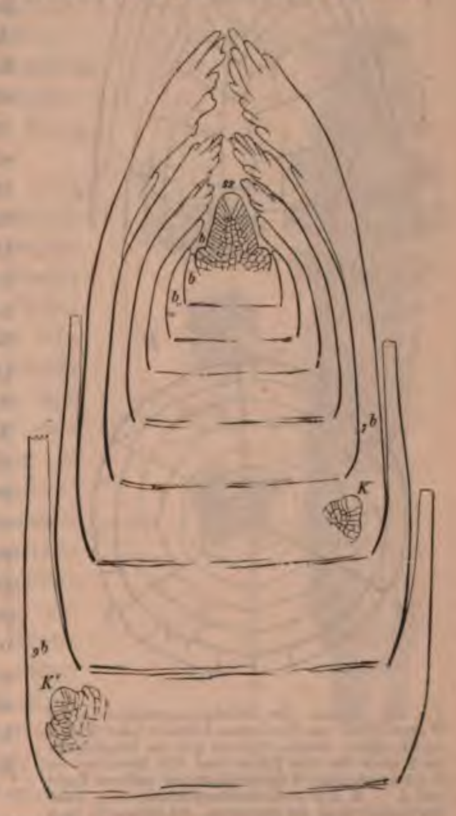


Fig. 277. Längsschnitt durch eine unterirdische Knospe von Equisetum arvense; ss Scheitelzelle des Stammes; b bis 9b die Blätter; K, K' zwei Knospen; die Querlinien im Stamm deuten die Lage der Diaphragmen an.

ber die ursprüngliche Zahl und spätere Vermehrung der Scheidenzähne u. s. w.
eister und Rees l. c.

on E. Telmateja und arvense im Spätherbst oder zeit
chnitten, zeigen gewöhnlich alle Entwickelungsgrade d
nachdem sie mehrere Blattwülste gebildet haben, ihr
festen Scheidenhülle l
brechen sie die Basis
Sie können auch läng
der Umstand zeigt, d
brechen, wenn die u
aufstrebender Stämm
gesetzt werden. M
dass der Anlage n
Knopen wie Scheid
sind: an den aufr
von E. Telmateja, a
sie auch sämmtlich
erzeugen die dünne
rindigen Belaubungs
bei anderen Arten i
lung spärlicher, ma
bilden gewöhnlich g
Seitensprosse, wohl
knospe des Halmes
dann der nächstun
An den Rhizomen
als vollzählige Qui
zwei bis drei, daf
um entweder neue
bende Stämme zu l
genannten Fällen
pen in streng acrop
bildung entspreche
man annehmen,
wo die Sprossen e
Verhältnisse herv
Knospen im Inner

Fig. 278. Schema der Zelltheilungsfolgen in der Wurzelspitze von Equisetum hiemale nach Nägeli und Leitgeb. (Dieses Schema gilt der Hauptsache nach auch für die Farne und für Marsilia). — *A* Längsschnitt, *B* Querschnitt am unteren Ende von *A*. — *h, h, h* sind die Hauptwände, *s, s, s* die Sextantenwände der Segmente, die ihrerseits in *A* mit *I* bis *XVI* bezeichnet sind; *k, l, m, n, q* die Kappen der Wurzelhaube, mit Weglassung aller weiteren Theilungen; im Wurzelkörper bedeutet *c, c* die Cambiumwände, durch welche der primordiale Fibrovasalstrang von der Rinde geschieden wird; *e* die Grenzwand zwischen Epidermis (*o*) und Rinde (Epidermiswand); *r, r* Grenzwand zwischen äusserer und innerer Rinde (Rindenwand); 1, 2, 3 die auf einander folgenden tange[illegible] Wände, durch welche die innere Rinde [illegible]chichtig [illegible] (mit Weg[illegible]en).

D i e W u r z e
je eine unmittel
doch kommen a
Entwickelung,
oberirdischen K
und Dunkelheit
(Duval-Jouve).
von Nägeli und
welche durch Fi
rnwurzeln, die Ri
iene bildet luftfü
diale und

ordnet sind, durch Zerreissen der Zellen vereinigen sie sich später zu einem grossen, den Fibrovasalstrang umgebenden Luftraum. Bei der Ausbildung des Fibrovasalstrangs der Wurzel theilen sich von den sechs primären Zellen desselben (im Querschnitt gesehen) zunächst die drei den Mittelpunkt erreichenden durch je eine tangentiale Wand, so dass die Gefässbündelanlage nun aus drei inneren und sechs äusseren Zellen besteht; die sechs äusseren Zellen erzeugen ein cambiales Gewebe, in welchem von zwei oder drei peripherischen Punkten ausgehend die Gefässbildung nach innen fortschreitend beginnt; eine der drei inneren Zellen bildet zuletzt ein weites centrales Gefäss; im Umfang des Gefässbündels entsteht Phloëm. — Die Verzweigung der Wurzeln ist wie bei den Farnen streng monopodial oder acropetal, da hier aber ein »Pericambium« fehlt, so entspringen die Seitenwurzeln dicht an den äusseren Gefässen.

Die **Sporangien** der Equiseten sind Auswüchse eigenthümlich metamorphosirter Blätter, welche in meist zahlreichen Quirlen am Gipfel gewöhnlicher oder speciell zu diesem Zwecke bestimmter Sprosse auftreten. Ueber der letzten sterilen Blattscheide der fertilen Axe wird zunächst eine unvollkommen ausgebildete Blattscheide, der Ring (Fig. 279 *a*), ein den Hochblättern der Phanerogamen ungefähr entsprechendes Gebilde, erzeugt; der Ring ist bald mehr, bald weniger blattartig entwickelt; über ihm werden nun, wie bei der gewöhnlichen Blattbildung der Equiseten in acropetaler Folge Ringwülste unter dem fortwachsenden Sprossende angelegt, die aber nur wenig vorspringen; den Zähnen gewöhnlicher Blattscheiden entsprechend, tritt aus jedem dieser Wülste eine grössere Zahl von Protuberanzen hervor, so entstehen mehrere, dicht über einander liegende Wirtel halbkugeliger Hervorragungen, die, an ihrem äusseren Theil stärker in die Dicke wachsend, sich gegenseitig drücken und so (da die Wirtel alterniren) sechsseitig werden, während das Basalstück jeder Protuberanz dünner bleibt und den Stiel des sechsseitigen Schildes darstellt. Die Aussenfläche der Schilder ist zur Spindel des Fruchtstandes tangential; auf der Innenseite, der Spindel zugekehrt, entstehen die Sporangien zu fünf bis zehn auf einem Schild. Das einzelne Sporangium erscheint in frühen Entwickelungszuständen als stumpfes vielzelliges Wärzchen, dessen innerer Gewebekern [1]) die sich isolirenden Sporenmutterzellen erzeugt,



Fig. 279. Equisetum Telmateja. *A* der obere Theil eines fertilen Stengels mit der unteren Hälfte der Aehre (nat. Gr.); *b* Blattscheide, *a* der sogen. Ring (Hochblatt); *x* die Stiele abgeschnittener Sporangialblätter, *y* Querschnitt der Aehrenspindel. — *B* Schilder (Sporangialblätter) in verschiedenen Lagen, wenig vergr.; *st* der Stiel, *s* der Schild, *sg* die Sporangien.

1) Die Entstehung der Sporenmutterzellen aus einer ursprünglichen Centralzelle wie

während von drei äusseren Zellschichten, die ihn anfangs verhüllen, sch
nur die äusserste als Wandung des Sporangiums, als Sporensack übrig
Die Mutterzellen der Sporen, in Gruppen von je vier oder acht zusammenh
schwimmen frei in einer den Sporangiumsack erfüllenden, mit Körnchen
streuten Flüssigkeit. Die Vorgänge in den Mutterzellen bis zur Anlage der
wurden schon im ersten Capitel bei Fig. 10 ausführlich geschildert; es
schon dort gezeigt, wie auch bei den Equiseten, dem entsprechenden Vorg
Farne analog, die Viertheilung der Mutterzellen durch eine vorher ang
Zweitheilung eingeleitet wird. — Das reife Sporangium öffnet sich durc
Längsriss auf seiner dem Stiel des Schildes zugekehrten Seite. Die sehr
wandigen Zellen der Wandung bilden vorher auf der Rückenseite schraub
der Bauchseite des Sporangiums ringförmige Verdickungsleisten, die nach
Jouve bei E. limosum unmittelbar vor der Dehiscenz ausserordentlich
entstehen. — Die Ausbildung de
setensporen, nachdem sie durc
theilung ihrer Mutterzellen als
Primordialzellen entstanden sind
die Eigenthümlichkeit einer wie
ten Hautbildung. Jede Spore bil
nächst eine äussere, nicht cut
sirte, quellungsfähige Haut, die
in zwei Schraubenbänder aufr
die sog. Elateren (Schleuderr
stellt; bald darauf erscheine
einander noch eine zweite un
Haut. Alle drei liegen anfan
auf einander, wie Schichten (S
ei n e r Haut; aber schon jetzt he
wenn die Spore im Wasser lie
äussere von den anderen stärk
lend ab (Fig. 280 *B*). Auch an d
frischen, eben in destillirtes
gelegten Spore sind die dre
leicht zu unterscheiden (*A*),

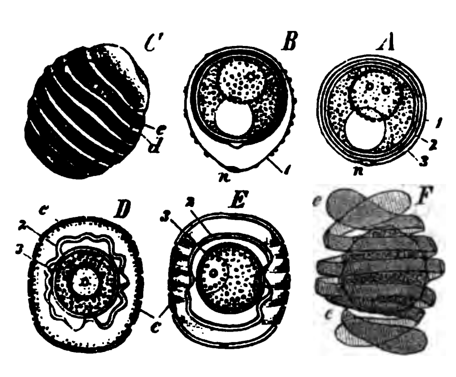


Fig. 280. Ausbildung der Sporen von Equisetum limosum (800). *A* unreife Spore mit drei Häuten frisch in Wasser; *B* dieselbe nach zwei bis drei Minuten in Wasser, die äussere Hautschicht hat sich abgehoben; man sieht neben dem Zellkern eine grosse Vacuole; *C* beginnende Elaterenbildung an der äusseren Haut *e* (*e* = 1 in Fig. *A* u. *B*); *D*, *E* ähnliches Entwickelungsstadium im optischen Durchschnitt nach zwölfstündigem Liegen in Glycerin, *e* die Elateren bildende Haut, 2 und 3 die von einander abgehobenen inneren Häute; *F* die äussere Haut in schraubige Elateren zerspalten, diese durch Chlorzinkiod schön blau gefärbt.

die äussere (1) farblos, die zweite (2) hellblau, die dritte (3) gelblich e
(E. limosum). Bei weiterer Entwickelung hebt sich die äussere Haut
weites Hemd von dem Körper der Spore ab (*C*, *d*, *e*), und zugleich tre
die ersten Anzeigen der Elaterenbildung auf. Der optische Längsschni
dass die schraubigen Verdickungsbänder dieser Haut nur durch sehr s
sehr dünne Hautzellen getrennt sind (*D* und *E*); diese dünnen Streifen ver
den endlich ganz, und die dickeren Partieen treten (in trockener Umgeb
zwei Schraubenbänder aus einander; diese beiden Bänder bilden im auf
Zustand ein vierarmiges Kreuz, sie sind in der Mitte vereinigt, und a
Stelle der zweiten Haut angeheftet; diese Stelle ist es wahrscheinlich,

---

bei den Farnen und Rhizocarpeen wird von Russow für die Equiseten in Abred
vergl. p. 361).

schon an der unreifen Spore in Form einer nabelartigen Verdickung bei *n A, B* erkennt. Die ausgebildeten Elateren lassen eine äussere, sehr dünne cuticularisirte Schicht erkennen, sie sind ungemein hygróskopisch und rollen sich in feuchter Luft um die Spore, beim Austrocknen rollen sie sich wieder auf; wenn diess rasch wechselt (z. B. bei leisem Anhauchen unter dem Mikroskop), so gerathen die Sporen vermöge der Krümmungen der Elateren in lebhafte Bewegung. — Lässt man Sporen, deren äussere Haut noch nicht in die Elateren gespalten ist, die entsprechenden Differenzirungen aber schon zeigt (*D, E*), in Glycerin längere Zeit liegen, so zieht sich die Spore von ihrer dritten Haut umgeben bedeutend zusammen, während die zweite cuticularisirte Haut sich faltenwerfend von ihr abhebt. Die dritte Haut differenzirt sich in ein äusseres, körneliges, cuticularisirtes Exospor und eine innere Zellstoffschicht (Endospor).

Ueber die Systematik der Schachtelhalme ist hier wenig zu sagen, da alle jetzt lebenden Formen einander hinreichend nahe stehen, um in eine einzige Gattung (Equisetum zusammengefasst zu werden; selbst die Equiseten früherer geologischer Zeitalter, die Calamiten, zeigen in dem Wenigen, was von ihrer Organisation noch kenntlich ist, die grösste Uebereinstimmung mit den jetzt lebenden Formen.

Der Habitus der Equiseten ist wie ihre morphologische Natur scharf umschrieben: bei allen perennirt der Pflanzenstock durch unterirdisch kriechende Rhizome, aus denen sich jährlich senkrecht aufstrebende Sprosse über die Erdoberfläche erheben, um dort meist nur während einer Vegetationszeit, seltener während mehrerer Jahre auszudauern; die Sporangienstände erscheinen entweder am Gipfel dieser zugleich die Assimilation vermittelnden Axen oder an besonderen fertilen Sprossen, die, wenn sie chlorophyllfrei und unverzweigt sind, nach der Sporenaussaat absterben (E. arvense, Telmateja) oder nur den fertilen Gipfel abwerfen und sich dann wie vegetative Sprosse verhalten (E. sylvaticum, pratense). Die fruchtbaren Axen entwickeln sich aus den unterirdischen Internodien der vegetativen aufrechten Axen; sie verharren während des Sommers, wo diese entfaltet sind, unter der Erde im Knospenzustand, entwickeln aber ihren Fruchtstand schon während dieser Zeit, entweder so weit, dass im nächsten Frühjahr einfach die Streckung und Aussaat stattzufinden braucht (E. arvense, pratense, Telmateja u. a.), oder die Aehren erlangen erst im Frühjahr nach der Streckung der sie tragenden Axen ihre volle Ausbildung (E. limosum). Die Tracht der oberirdischen Sprosse wird vorzugsweise durch die Zahl und Länge der quirlständigen, meist sehr dünnen Seitenzweige bestimmt; bei manchen, wie E. trachyodon, ramosissimum, hiemale, variegatum fehlen sie für gewöhnlich ganz, bei anderen, wie palustre, limosum, sind sie ziemlich spärlich, bei wieder anderen endlich, wie E. arvense, Telmateja, sylvaticum, in grosser Fülle entwickelt. Die Höhe dieser Laubstengel ist bei unseren Arten meist 1—3 Fuss, bei E. Telmateja, wo die aufstrebende Axe der sterilen Sprosse chlorophyllfrei, farblos ist, erreicht diese 4—5 Fuss Höhe bei etwa ½ Zoll Dicke, während die schlanken Belaubungszweige auch hier kaum ½ Linie dick werden; die höchsten Stämme treibt E. giganteum in Südamerika, sie werden bis 26 Fuss hoch, aber nur etwa Daumens dick und durch benachbarte Pflanzen in aufrechter Sellung erhalten; die Calamiten wurden wohl ebenso hoch und bis zu einem Fuss dick. — Die Rhizome kriechen meist in einer Tiefe von 2—4 Fuss unter der Oberfläche und verbreiten sich über Flächenräume von 10—50 Fuss Durchmesser, doch werden sie auch in viel grösserer Tiefe gefunden; sie bewohnen gern nassen, kiesigen oder lehmigen Grund; ihre Dicke wechselt von 1—2 Linien bis zu ½ Zoll und mehr. Die Oberfläche der Rhizominternodien ist bei manchen Arten (E. Telmateja, sylvaticum u. a.) mit einem Filz von braunen Wurzelhaaren bedeckt, der auch die Blattscheiden selbst der unterirdischen Theile aufstrebender Stengel überzieht, ein Verhalten, welches an die Farne erinnert; bei anderen, wie E. palustre und limosum, ist die Oberfläche glatt, glänzend, bei noch anderen matt. Die Riefen und Rillen

der oberirdischen Stengel sind an den unterirdischen meist wenig entwickelt, zuweile sind die Rhizome drehrund; die Centralhöhle der Internodien fehlt hier zuweilen; die Lacu nen der Fibrovasalstränge (Carinalhöhlen) und im Rindenparenchym (Vallecularhöhler sind hier immer vorhanden; durch sie wird den unterirdischen Organen die nöthige Luf die in dem meist sehr bindigen Boden fehlt, von der Oberfläche aus zugeführt. — So wi die Fruchtstände, werden auch die Verzweigungen der Laubstengel schon im vorhergehen den Jahr in der unterirdischen Knospe ganz oder doch zum grössten Theil angelegt, s dass im Frühjahr nur die Streckung der Internodien der aufstrebenden Axe und die Ent faltung der dünnen Seitenzweige stattfindet, was besonders bei E. Telmateja leicht zu ver folgen ist; alle wichtigeren Zellbildungen und die morphologisch entscheidenden Vorgäng finden bei diesen Pflanzen also unterirdisch statt; die oberirdische Entfaltung hat haupt sächlich nur den Zweck der Sporenaussaat und der Assimilation durch die chlorophyllreich Rinde der Laubtriebe am Licht. Die rasche Streckung der aufrechten Stengel im Frühjah wird wohl vorzugsweise durch die blosse Verlängerung der schon angelegten Internodial gewebezellen bewirkt, doch kommt auch dauerndes intercalares Wachsthum der Inter nodien und zwar an deren Basis innerhalb der Scheiden vor; dort bleiben die Gewebe so lange Zeit jugendlich und bei E. hiemale schieben sich die noch kurzen Internodien m heller Farbe nach überstandenem Winter aus den Blattscheiden hervor, um so mehr, kürzer sie vor dem Winter waren.

Besondere Organe für vegetative Propagation, wie bei den Moosen, finden sich bei den Equiseten ebenso wenig wie bei den Farnen; dafür ist aber jedes Rhizomstück und die unterirdischen Knoten aufstrebender Stämme zu Production neuer Stöcke geeignet. Bei manchen Arten schwellen einzelne unterirdische Sprosse zu eirunden (E. arvense) oder birnförmigen (E. Telmateja), etwa haselnussgrossen Knollen an; sie kommen nach Duval-Jouve auch bei E. palustre, sylvaticum, littorale vor, sind aber bei anderen (pratense, limosum, ramosissium, hiemale, variegatum) noch nicht beobachtet. Die Knolle wird durch starkes Dickenwachsthum eines Internodiums erzeugt, an dessen Ende die Stammknospe sitzt, diese kann wiederholt knollige Internodien bilden, so dass die Knollen perlschnurförmig werden, oder einfach als Rhizom auswachsen, oder es bildet sich zuweilen ein mittleres Internodium eines Rhizoms knollig aus. Das Parenchym dieser Knollen ist mit Stärke und anderen Nahrungsstoffen erfüllt, sie können, wie es scheint, lange ruhen und bei günstiger Gelegenheit neue Stöcke bilden.

Von den Gewebeformen der Equiseten ist vorzugsweise das Hautsystem und das Grundgewebe mannigfaltig ausgebildet; die Fibrovasalstränge, die bei den Farnen so dick und zumal in ihrem Xylemtheil so hoch organisirt sind, erscheinen bei den Equiseten weniger begünstigt, sie sind dünn, die Verholzung (wie bei vielen Wasser- und Sumpfpflanzen) im Xylemtheil sehr gering; die Festigkeit des Baues wird hier vorzugsweise durch das Hautsystem mit seiner hochausgebildeten Epidermis und die hypodermalen Faserstränge bewirkt. Das Folgende bezieht sich zunächst auf die Internodien; die Blattscheiden verhalten sich in ihrem unteren und mittleren Theil meist ähnlich, an den Zipfeln wird die Gewebebildung abweichender und einfacher.

Die Epidermiszellen sind in Richtung der Axe meist langgestreckt und in Längsreihen geordnet, deren Glieder mit queren oder wenig schiefen Wänden auf einander treffen; die Grenzwände benachbarter Zellen sind häufig undulirt. Die Epidermis der unterirdischen Internodien ist fast immer frei von Spaltöffnungen und besteht entweder aus dickwandigen oder dünnwandigen, meist braunwandigen Zellen, die bei manchen Arten, wie Telmateja und arvense, in zarte Wurzelhaarschläuche auswachsen. Die Epidermis der hinfälligen fertilen Stengel der obengenannten Arten ist der der Rhizome ähnlich, sie ist ohne Spaltöffnungen, ähnlich verhält sich auch der sterile aufrechte, farblose Stamm von E. Telmateja. Bei allen übrigen oberirdischen (mit Chlorophyllgewebe versehenen) Internodien und Blattscheiden (so wie auf der Aussenfläche der Schilder) bildet die Epidermis zahlreiche Spalt-

öffnungen, die immer in den Rillen, niemals auf den Riefen liegen und in einzelne oder dicht neben einander liegende Längsreihen geordnet sind; auf den Riefen sind die Epidermiszellen lang, in den Rillen zwischen den Spaltöffnungen kürzer. Sämmtliche Zellen, auch die der Spaltöffnungen sind an ihren Aussenwänden stark verkieselt, sehr häufig zeigen sie auf der Aussenfläche Protuberanzen von mannigfaltiger Form, die ebenfalls und zwar besonders stark verkieselt sind; diese Protuberanzen gleichen feinen Körnchen oder Buckeln, Rosetten, Ringen, Lappen, Querbändern, Zähnen und Stacheln; auf den Schliesszellen finden sich derartige Prominenzen meist in Form von Leisten, rechtwinkelig zum Porus verlaufend. Die Schliesszellen werden gewöhnlich von den benachbarten Epidermiszellen theilweise überragt. Die fertige Spaltöffnung erscheint aus zwei Paar über einander liegender Schliesszellen gebildet; nach Strasburger entstehen diese vier Zellen aus einer Epidermiszelle und liegen anfangs in einer Querreihe neben einander; erst später werden die beiden inneren (die eigentlichen Schliesszellen) von den beiden äusseren, die stärker wachsen, einwärts gedrückt und von ihnen überragt. — Unter der Epidermis sowohl der Rhizome als aufrechten Stämme und Belaubungssprosse derselben sind (mit Ausnahme der hinfälligen Fruchtträger) Stränge oder Schichten fester, dickwandiger Zellen (hypodermale Gewebe) bei den Equiseten allgemein verbreitet; in den Rhizomen bilden sie eine continuirliche mehrschichtige Lage braunwandigen Sclerenchyms, in den oberirdischen Internodien sind sie farblos und vorzugsweise in den vorspringenden Riefen stark entwickelt.

Das Grundgewebe der Internodien besteht der Hauptmasse nach aus einem farblosen, dünnwandigen Parenchym, welches in den Rhizomen, hinfälligen Fruchtträgern (und dem farblosen sterilen Stamme von E. Telmateja) allein vorkommt; die grüne Färbung der übrigen Sprossen wird bewirkt durch 1—3schichtige Lagen chlorophyllhaltigen Parenchyms (dessen Zellen quer liegen). Dieses grüne Gewebe liegt vorzugsweise innerhalb der Rillen, entsprechend den Spaltöffnungen an der Oberfläche derselben, und bildet auf dem Querschnitt meist bandartige, aussen concave Figuren; in den dünnen Belaubungszweigen, wo die Riefen zuweilen einen sternförmigen Umriss des Querschnittss bewirken (arvense) überwiegt das chlorophyllhaltige Gewebe. — Die Lacunen, welche mit den Rillen auf denselben Radien liegen, entstehen im Grundgewebe durch Auseinanderweichen zum Theil durch Zerreissung der Zellen, sie können in den dünnen Belaubungszweigen fehlen.

Die Fibrovasalstränge sind auf dem Querschnitt der Internodien ähnlich wie bei den Dicotylen in einen Kreis gestellt, je einer auf demselben Radius mit einer Riefe der Oberfläche, zwischen den Lacunen der Rinde, oder der Axe näher liegend. In der Spindel des Fruchtstandes, wo die Diaphragmen fehlen, verlaufen sie ebenso und biegen in die Stiele der Schilder einzeln (wie in die Blattzipfel) aus. Die Stränge eines Sprosses sind unter einander sämmtlich parallel, jeder Strang entsteht aus der Verschmelzung zweier Schenkel, einer derselben gehört der Blattscheide an und bildet sich in der Mittellinie eines Zahnes derselben von unten nach oben, der andere Schenkel bildet sich im Internodium selbst von oben nach unten; an dem Winkel, wo beide Schenkel zusammentreffen, beginnt in beiden die Gefässbildung, um in den entgegengesetzten Richtungen fortzuschreiten; das untere Ende jedes Stranges geht durch zwei seitliche Commissuren zu den beiden nächsten mit ihm alternirenden Bündeln des nächst unteren Internodiums, die Equiseten haben also ausschliesslich »gemeinsame« Stränge. — Im Querschnitt ähneln dieselben den Fibrovasalsträngen der Monocotylen, zumal der Gräser; die zuerst gebildeten, der axilen Seite angehörigen Ring-, Schrauben- oder netzartigen Gefässe, sammt den zartwandigen zwischen ihnen liegenden Zellen werden später zerstört, an ihrer Stelle bleibt eine den Fibrovasalstrang auf seiner axilen Seite durchziehende Lacune übrig; rechts und links von dieser, nach aussen hin liegen einige nicht sehr weite netzartig verdickte Gefässe; radial nach aussen, vor der Lacune, liegt der Phloëmtheil des Stranges, aus einigen weiten Siebröhren und engen Cambiformzellen, an der Peripherie aus einigen dickwandigen, engen, bastähnlichen Zellen gebildet. Diese Gewebeformen sind umhüllt von einem prosenchymatischen

[illegible] Gefässbündelscheide umgiebt entweder nach den Species verschie- [illegible] Strang oder umläuft continuirlich den Kreis der sämmtlichen Stränge: [illegible] ist eine gleiche Gewebeschicht auf der inneren Seite des Bün- [illegible]

Classe 8.

Die Ophioglosseen [1]).

1. Geschlechtsgeneration. Das Prothallium ist bis jetzt nur bei Ophioglossum pedunculosum und bei Botrychium Lunaria bekannt; in beiden Fällen entwickelt es sich unterirdisch, ist es chlorophyllfrei und stellt einen parenchymatischen Gewebekörper dar, der bei der erstgenannten Art nach Mettenius zuerst die Form eines kleinen runden Knöllchens besitzt, aus welchem später ein cylindrischer wurmförmiger, unterirdisch aufrecht wachsender Spross sich entwickelt, der sich nur selten spärlich verzweigt und an der Spitze durch eine einzige Scheitelzelle fortwächst; wenn das Ende über den Boden hervortritt und ergrünt, so wird es lappig und hört auf zu wachsen; das Gewebe dieses Prothalliums ist in einen axilen Strang von gestreckteren und eine Rinde von kürzeren Parenchymzellen differenzirt, die Oberfläche mit Wurzelhaaren bekleidet; bei einem Querdurchmesser von ½—1½ Linien erreicht es eine Länge von zwei Linien bis zu zwei Zollen. — Das Prothallium von Botrychium Lunaria ist nach Hofmeister eine eiförmige Masse festen Zellgewebes, deren grösster Durchmesser nicht über eine halbe Linie, oft noch viel weniger beträgt (Fig. 281 A); aussen lichtbraun, innen gelblich weiss, allseitig mit spärlichen, mässig langen Wurzelhaaren besetzt. — Diese Prothallien sind monöcisch, jedes erzeugt zahlreiche Antheridien und Archegonien, die über seine ganze Oberfläche ziemlich gleichmässig vertheilt sind, bei O. ped. mit Ausnahme des primären Knöllchens; bei Botrychium trägt die der Bodenoberfläche zugekehrte Seite vorzugsweise Antheridien. — Die Antheridien sind Höhlungen in dem Gewebe des Prothalliums, äusserlich von wenigen Zellen bedeckt, und bei Ophioglossum nur wenig vorgewölbt; hier gehen die [illegible] der Spermatozoiden aus einer bis zwei Zellen des inneren Gewebes

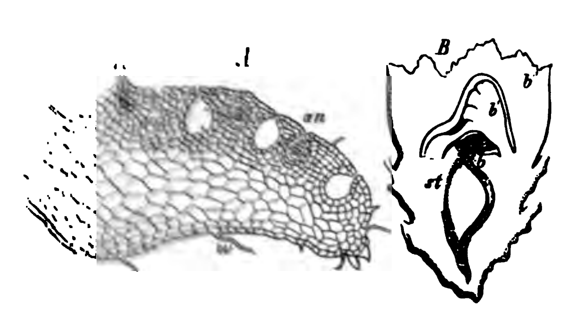


Fig. 281. Botrychium Lunaria: A Prothallium im Längsschnitt (50), [illegible] an Antheridien; w Wurzelhaare. — B Längsschnitt des unteren Theils einer im September ausgegrabenen jungen Pflanze (50); st Stamm, b, b', b'' Blätter (nach Hofmeister).

1) Mettenius: Filices horti botanici Lipsiensis. Leipzig 1856. p. 119. — Hofmeister: Abh. d. königl. Sächs. Ges. d. Wiss. 1857. p. 657. — Ueber die wahrscheinliche nahe Verwandtschaft der Marattiaceen mit dieser Klasse vergl. p. 361.

iner bis zwei Zelllagen aussen bedeckt) durch wiederholte Theilungen her-
ie bilden eine die Deckschichten nach unten wenig vortreibende Gewebe-
rundlichen Umfangs und erzeugen, wie bei Botrychium, die Spermatozoiden,
nen der Polypodiaceen ähnlich geformt, aber grösser sind, sie treten durch
nge Oeffnung der Antheridiumdecke heraus. — Die Archegonien
en sich in ähnlicher Weise wie die der anderen Gefässkryptogamen zu ent-
n; Mettenius sah bei Ophioglossum Zustände, wo dieselben aus zwei
, einer oberflächlichen und einer darunter liegenden, bestanden; diese wird
hm zur Centralzelle, jene liefert den Halstheil des Archegoniums, indem sie
ist vier kreuzweise gelagerte Deckzellen der Centralzelle bildet, die dann
weitere Theilungen in vier verticale Reihen von je zwei oder mehr Zellen
mbilden und so den Hals darstellen. Die die Centralzelle umgebende
wand wird durch Theilungen der sie umgebenden Gewebezellen des
lliums gebildet. Der Bauch ist also auch hier vollständig eingesenkt, und
er meist sehr kurze Hals tritt über die Oberfläche hervor. Bei Ophio-
n dringt nach Mettenius ein Fortsatz des Keimbläschens (wahrscheinlich
ine Canalzelle wie
len Farnen und
arpeen) in den un-
'heil des Halses ein.
Sporenbildende
ration. Die er-
heilungen der Ei-
ind nicht bekannt;
ientirung des Em-
aber weicht, wie
orgerückteren Zu-
n geschlossen wird,
er der Farne ab;
ius sagt, bei Ophio-
m pedunculosum
e das der Pro-
mspitze zugekehrte
des Embryos zum
Blatte aus, das
engesetzte Ende
die erste Wurzel;
chend von den Far-
i die concave Ober-
des ersten Blattes
lals des Archego-
zugewendet; auf
dem Grunde des
goniums zugekehr-
eite des Embryos
aber trotzdem die
des Stammes (die



Fig. 252. *A* Ophioglossum vulgatum; *B* Botrychium Lunaria, beide in natürl. Gr. *w* Wurzeln, *st* Stamm, *bs* Blattstiel, *x* die Stelle der Verzweigung des Blattes, wo die sterile Lamina *b* von der fertilen *f* sich trennt.

Mettenius als »ursprüngliche Anlage des Embryos« bezeichnet); diesen Angaben gegenüber giebt Hofmeister für Botrychium an: »Die Lage des Embryos zum Prothallium weicht weit ab von der bei Polypodiaceen und Rhizocarpeen vorkommenden; Botrychium schliesst in dieser Beziehung sich an diejenigen Gefässkryptogamen an, deren Prothallium, gleich dem der Ophioglosseen, chlorophyllos ist (Isoëtes, Selaginella). Der Vegetationspunkt des Embryos liegt nahe dem Scheitelpunkte der Centralzelle des Archegoniums; die ersten Wurzeln entstehen unter ihm, nach dem Grunde des Archegoniums hin«.

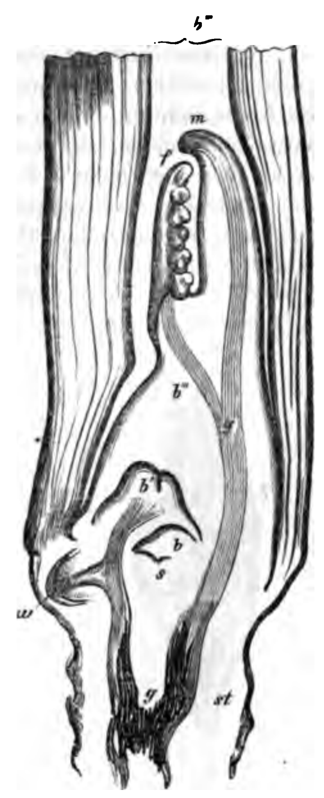


Fig. 283. Längsschnitt durch den unteren Theil einer entwickelten Pflanze von Botrychium Lunaria: *st* Stamm, *g g'* die Fibrovasalstränge, *w* eine junge Wurzel, *s* Stammscheitel; *b*, *b'*, *b''*, *b'''* die vorhandenen vier Blätter, *b'''* in diesem Jahre entfaltet; *b''* zeigt die erste Andeutung der Verzweigung des Blattes, in *b'''* ist diese schon weit vorgeschritten; *m* ist der Medianus der sterilen Lamina, die rechts und links schon ihre hier nicht sichtbaren Lacinien besitzt, *f* ist die fertile Lamina mit den jungen Auszweigungen, an denen die Sporangien sich bilden werden. (Ungef. 10mal vergr.)

Die Wachsthumsverhältnisse der entwickelten Pflanze sind noch nicht mit der Sicherheit wie bei anderen Gefässkryptogamen ermittelt. Bei Ophioglossum vulgatum und Botrychium Lunaria scheint der tief in der Erde verborgene aufrechte Stamm, der sehr langsam in die Länge wächst, sich niemals zu verzweigen; auch an den verhältnissmässig dicken Wurzeln kommen nur selten Verzweigungen vor, von denen es noch unbekannt ist, ob sie monopodial oder dichotomisch angelegt werden. — Das flache, von den Blattinsertionen umwallte Stammende ist tief in den Blattscheiden verborgen und zeigt bei Oph. vulgatum nach Hofmeister eine von oben gesehen dreiseitige Scheitelzelle. Die Blätter haben eine scheidenförmige Basis, und jedes jüngere ist in dem nächst älteren völlig eingeschlossen, wie Fig. 283 für Botrychium zeigt: bei Ophioglossum werden die räumlichen Verhältnisse am Stammende noch complicirter dadurch, dass schon frühzeitig aus den einander einschachtelnden Blattanlagen Ligulargebilde hervorgehen, die unter einander so verwachsen, dass jedes Blatt in eine Art Kammer eingeschlossen erscheint, die durch Verwachsung der Ligulartheile verschieden alter Blätter zu Stande kommt, was an ähnliche Verhältnisse bei Marattia erinnert. Diese Verwachsungen sind aber derart, dass am Scheitel jeder Kammer eine freie Oeffnung übrig bleibt; der Scheitel des Stammes ist daher durch einen engen Canal mit der Atmosphäre im Contact (Hofmeister).

Sobald die Pflanze ein gewisses Alter erreicht hat, trägt jedes Blatt einen Sporangienstand, der eine der axilen Seite des Blattes entspriessende Verzweigung desselben darstellt (bei Oph. palmatum bilden sich zwei oder mehr solcher »fertiler Segmente«). Bei der Gattung Ophioglossum ist sowohl der äussere sterile, als auch der fertile Zweig des Blattes unverzweigt oder nur gelappt (Oph. palmatum), bei der Gattung Botrychium sind beide wieder und zwar in parallelen

verzweigt (Fig. 282, *A* und *B*). Die frühere Annahme einer Verwachsung den Blattstiele eines fertilen und eines sterilen Blattes wird durch die Ent-ngsgeschichte (Fig. 283) sofort beseitigt und würde zu sehr complicirten nen von Astbildungen des Stammes hinführen, von denen Nichts zu sehen lmehr zeigt die Entwickelung, wie Hofmeister zuerst nachwies, dass der ienstand auf der Innenseite des Blattes hervorsprosst. Im entwickelten l trennt sich der fertile Blattzweig von dem sterilen (grünen) entweder an Laminarbasis ab, oder er entspringt aus der Mitte der Lamina (O. pendu-der die beiden Zweige des Blattes erscheinen bis tief hinab zur Insertion t (O. Bergianum), oder endlich der Sporangienstand entspringt aus der s Blattstiels (Botrychium rutaefolium und dissectum).

e Sporangien der Ophioglosseen sind von denen der Farne und Rhizo- so grundverschieden, dass sie schon desshalb in keine dieser Classen ein-werden können; ob sie auch von denen der Equiseten opodiaceen ebenso sehr abweichen, wird die Ent-ngsgeschichte noch nachzuweisen haben. In dem uncte, dass sie nämlich Blättern angehören, stim-e mit den Sporangien aller Gefässkryptogamen . Ihre Entwickelungsgeschichte ist noch nicht hin-d bekannt, aber aus den halbreifen Zuständen, bei Botr. Lunaria und Oph. vulg. untersuchen geht hervor, dass die Sporangien nicht Erzeug-inzelner Epidermiszellen, wie bei Farnen und rpeen, sein können, dass sie vielmehr, ähnlich Pollensäcke der Antheren vieler Angiospermen en; jedes Sporangium ist bei Botrychium ein ganzer pen, dessen inneres Gewebe die Mutterzellen der liefert. — Ein Längsschnitt durch die unreife Aehre von O. vulgatum (Fig. 284) zeigt, dass die Wandungsschicht der Sporangien eine continuir-it Spaltöffnungen besetzte Fortsetzung der Epider-die den ganzen fertilen Blattzweig überzieht; an ellen, wo später der seitliche Querriss an jedem gium entsteht, sind diese Epidermiszellen radial t, und die ganze Schicht liegt in einer (anfangs nerklichen) Einkerbung. Die kugeligen Höhlungen, die Sporenmasse enthalten, sind dem Gewebe ans eingebettet, überall von dem Parenchym des-umgeben; dieses ist auch auf der Aussenseite, wo der Querriss entsteht, in einigen Schichten vor-; der mittlere Theil des Parenchyms ist von drei salsträngen durchlaufen, die unter sich in langen n anastomosiren und zwischen je zwei Sporan-len ein Bündel quer aussenden. — Bei Botry-sind diese Verhältnisse ähnlich, wenn man zelnen sporangientragenden Zweige der Rispe mit der Aehre der Ophio-vergleicht; an ihnen sitzen die Sporangien ebenso wie hier zwei-

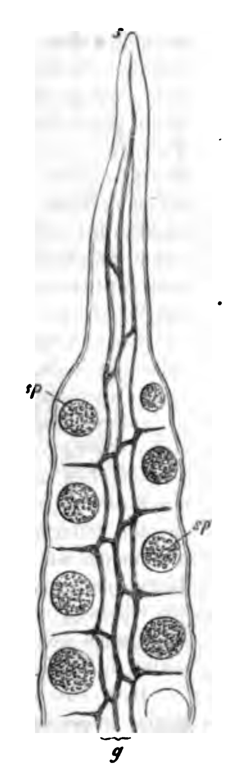


Fig. 284. Längsschnitt des oberen Theils der fertilen Lamina von Ophioglossum vulgatum; *s* deren freie Spitze, *sp* die Sporangienhöhlungen, bei *r* die Stelle, wo diese quer aufreissen; *g g g* die Fibrovasalstränge (etwa 10mal vergr.)

reihig und alternirend, nur treten sie mehr kugelig hervor, weil das Gewebe des Trägers zwischen je zwei Sporangien mehr zurückweicht. — An Spiritusexemplaren findet man die jungen noch zu je vier zusammenhängenden Sporen beider Gattungen in einer farblosen, körnigen, geronnenen Gallertmasse eingebettet, die offenbar im Leben der Flüssigkeit gleicht, in welcher die Sporen der übrigen Gefässkryptogamen vor der Reife schwimmen: die Sporen sind tetraëdrisch, bei Botrychium schon in der Jugend mit knopfartigen Vorsprüngen auf dem cuticularisirten Exosporium.

Unter den Gewebeformen der Ophioglosseen ist das parenchymatische Grundgewebe vorherrschend; es besteht zumal im Blattstiel aus langen, fast cylindrischen, dünnwandigen, saftreichen Zellen mit geraden Querwänden und grossen Intercellularräumen; in der Lamina sind die letzteren bei Oph. vulgatum sehr gross, das Gewebe schwammig. Das Hautgewebe bei Ophioglossum vulgatum und Botrychium Lunaria besitzt nirgends subepidermale Schichten, eine wohl ausgebildete Epidermis mit zahlreichen Spaltöffnungen auf der Ober- und Unterseite der Blätter überzieht unmittelbar die äusseren Schichten des Grundgewebes. — Die Fibrovasalstränge von Ophioglossum vulgatum bilden im Stamm, an welchem die Blätter nach $^2/_5$ spiralig geordnet sind, nach Hofmeister ein hohlcylindrisches Netz, von dessen Maschen je eine einem Blatte entspricht und diesem die Blattstränge aus ihrem Scheitelwinkel abgiebt; häufig wandelt sich das ganze die Maschen des Netzes erfüllende Gewebe in leiterförmige Gefässe um, so dass dann der Stamm auf beträchtliche Strecken einen geschlossenen Hohl-Cylinder von solchen zeigt, oder es geschieht diess nur auf einer Seite. Der Blattstiel wird von 5—8 dünnen Strängen durchlaufen, die auf dem Querschnitt in einen Kreis geordnet sind und zwischen denen das Grundgewebe weitere Lacunen bildet; jeder dieser Stränge hat auf seiner axilen Seite ein starkes Bündel von netzartig verdickten engen Gefässen, von denen auf der peripherischen Seite ein breites Bündel von Weichbast (Phloëm) liegt; in der sterilen Lamina verzweigen sich die dünnen Stränge vielfach und anatomosiren, ein Netz mit zahlreichen Maschen bildend; sie verlaufen im chlorophyllhaltigen Mesophyll, ohne vorspringende Nerven zu bilden. — Der dünne Stamm von Botrychium Lunaria verhält sich dem vorigen ähnlich, seine Gefässstränge scheinen nur die unteren Enden der Blattstränge zu sein (vergl. Fig. 288); in jeden Blattstiel, der unten eine conische, oben obliterirende Höhlung besitzt, treten zwei breite, bandartige Stränge ein, die sich oben, unter der Theilung des Blattes in die fertile und sterile Lamina, in vier schmälere Stränge spalten; jeder dieser Stränge besteht aus einem axilen breiten Bündel von Tracheiden (leiterförmig oder netzartig verdickt), welches von einer dicken Phloëmschicht rings umscheidet ist; diese Schicht zeigt eine innere Lage von engen Cambiformzellen, während die Peripherie von dickwandigem, weichem, bastähnlichem Prosenchym gebildet wird (ähnlich wie bei Pteris und anderen Farnen); in den Lacinien der sterilen Lamina spalten sich die Stränge wiederholt dichotomisch und verlaufen, ohne vorspringende Nerven zu bilden, mitten im Mesophyll.

Habitus und Lebensweise. Die Zahl der jährlich zum Vorschein kommenden Blätter ist gering und für die Species constant: so entfaltet Ophioglossum vulgatum und Botrychium Lunaria jährlich nur ein einziges Blatt, Botrychium rutaefolium jährlich zwei, ein steriles und ein fertiles; Ophioglossum pedunculosum entfaltet jährlich 2—4 Blätter (Mettenius). Auffallend ist die ungemein langsame Entwickelung der Blätter; bei Botrychium Lunaria braucht jedes vier Jahre, von denen es die drei ersten unterirdisch zubringt, im zweiten werden die beiden Zweige (die sterile und die fertile Lamina) angelegt, im dritten weiter ausgebildet, im vierten kommen sie erst über die Erde empor (Fig. 288), es erinnert diess an die langsame Blattbildung von Pteris aquilina; ähnlich ist es bei Ophioglossum vulgatum. — Vegetative Propagation findet bei Ophioglossum durch Adventivknospen aus den Wurzeln statt; Ophioglossum pedunculosum ist insofern monocarpisch, als es nach Production fertiler Blätter in der Regel abstirbt, es erhält sich aber perennirend durch die

Wurzelknospen (Hofmeister). — Die meisten Arten werden nur, von der Stammbasis bis zur Blattspitze gerechnet, 5 — 6 Zoll hoch, einzelne fusshoch, Botrychium lanuginosum in Indien soll nach Milde drei Fuss hoch werden, das Blatt ist hier drei- bis vierfach gefiedert, der Stiel enthält 10—17 Bündel.

Classe 9.

Die Rhizocarpeen [1]).

1) Die geschlechtliche Generation der Rhizocarpeen entwickelt sich us zweierlei Sporen; die kleinen Sporen erzeugen die Spermatozoiden, sind also männlichen Geschlechts; die grossen, welche jene an Masse um das Mehrhundertfache übertreffen, erzeugen ein kleines Prothallium, welches sich von ihnen niemals trennt und ein oder mehrere Archegonien bildet; die Macrosporen können aher selbst als weiblich bezeichnet werden.

Die Entwickelung der Spermatozoiden wird bei der Gattung Salvinia durch die Bildung eines sehr rudimentären, männlichen Prothalliums eingeleitet. Die Microsporen liegen hier in einer, das ganze Microsporangium erfüllenn Masse körnigen, verhärteten Schleims eingebettet und werden nicht entleert; de von ihnen treibt aber aus ihrem Endosporium einen Schlauch, der den hleim und die Wandung des Sporangiums durchbohrt und an seinem gekrümm- Ende eine Querwand bildet (Fig. 285 *A* und *B*); die so erzeugte Endzelle des hlauchs theilt sich nochmals durch eine schiefe Wand, worauf in den beiden len (die Pringsheim zusammen als Antheridium bezeichnet) das Protoplasma h zusammenzieht und durch wiederholte Zweitheilung in vier rundliche Prirdialzellen zerfällt, deren jede ein Spermatozoid bildet; ausserdem bleibt in er der beiden Zellen ein kleiner Theil des Inhalts träge liegen. Durch Quere werden die Antheridiumzellen geöffnet, sie klappen auf und entlassen ihre ermatozoiden. Der schraubiggewundene Körper des Spermatozoids liegt in (?) em Bläschen, welches er, nach Pringsheim, selbst während des Schwärmens ht verlässt. — Bei Marsilia und Pilularia werden die Spermatozoiden im Innern Microsporen selbst erzeugt; der protoplasmatische Inhalt derselben contrahirt zu einem länglich runden, excentrisch gelagerten Klumpen, der sich durch i succedane, auf einander senkrechte Theilungen in acht Primordialzellen son-

---

1) G. W. Bischoff: Die Rhizocarpeen und Lycopodiaceen. (Nürnberg 1828). — W. Hofster: Vergl. Untersuchungen. 1851. p. 103. — Derselbe: Ueber die Keimung der Salvinia ns (Abh. d. k. Sächs. Ges. d. Wiss. 1857. p. 665). — Pringsheim: Zur Morphologie der inia natans (Jahrb. f. wiss. Bot. III. 1863). — J. Hanstein: Ueber eine neuholl. Marsilia natsber. der Berliner Akad. 1862). — Derselbe: Befruchtung und Entwickelung der Gattung silia (Jahrb. f. wiss. Bot. IV. 1865). — Derselbe: Pilulariae globuliferae generatio cum silia comparata (Bonn 1866). — Nägeli und Leitgeb: Ueber Entstehung und Wachsthum Wurzeln bei den Gefässkryptogamen (Berichte der bayerischen Akad. der Wissensch. 1866. December und Nägeli's Beitr. zur wiss. Bot. IV. 1867). — Millardet: le prothallium male Cryptogames vasculaires (Strasbourg 1869). — A. Braun: Ueber Marsilia und Pilularia. natsber. der k. Akademie der Wiss. Berlin, August 1870. — E. Russow, Histologie und wickelung der Sporenfrucht von Marsilia. Dorpat 1871.

dert; jede der letzteren theilt sich in vier tetraëdrisch gelagerte Portionen. Die entstandenen 32 kleineren Primordialzellen umgeben sich mit dünnen Häuten und sind die Mutterzellen der Spermatozoiden (Hanstein). — Diesen die Spermatozoiden erzeugenden Zellenkörper nennt Millardet das Antheridium, indem er zugleich den safterfüllten Raum zwischen ihm und dem Endosporium (in welchem anfangs zahlreiche Stärkekörnchen liegen) als rudimentäre Andeutung eines männlichen Prothalliums betrachtet, eine Ansicht, die, so sonderbar sie klingt, doch

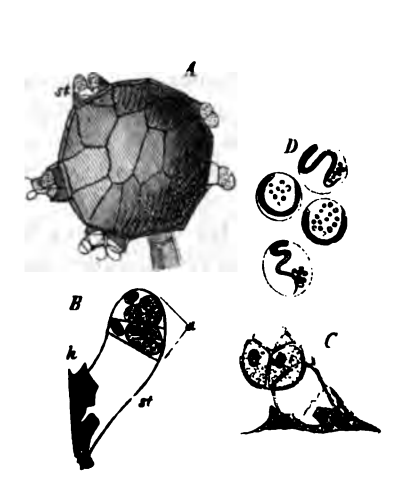


Fig. 265. Salvinia natans: *A* ein ganzes Microsporangium mit durchbrechenden Microsporenschläuchen *st*, etwa 100mal vergr. — *B* einer dieser Schläuche *st* aus der Microsporangienhülle *h* hervortretend und ungefähr 200mal vergr.; *a* das Antheridium noch geschlossen. — *C* Schlauch mit entleertem Antheridium. — *D* Spermatozoiden (500) (nach Pringsheim).

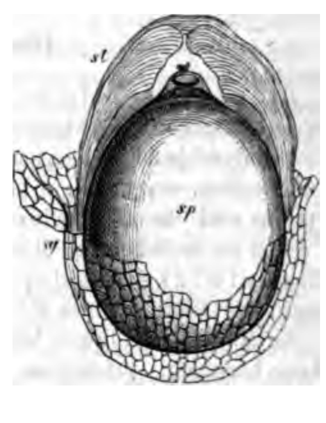




Fig. 266. Marsilia salvatrix; die obere Figur: Macrospore *sp* mit ihrer Schleimhülle *sl* und der im Trichter derselben emporragenden Scheitelpapille, in dieser ein breiter gelblicher Tropfen; *sg* die zerrissene Wand des Macrosporangiums (Vergr. etwa 30mal). — Untere Figur: geplatzte Microspore nach Entleerung der Spermatozoiden; *ex* das Exosporium, *dl* das ausgetretene Endosporium, Körnchen enthaltend; *z z* die schraubigen Körper der Spermatozoiden, *y y* deren Blasen mit Stärkekörnchen. Die Gallerthülle der Microspore ist nicht mehr vorhanden; Exosporium zeigt nicht die hier fälschlicher Weise angedeutete Anordnung der Protuberanzen (550).

durch das Verhalten der Microsporen von Isoëtes und Selaginella gerechtfertigt erscheint. — Wie bei den Farnen wird auch hier nur ein Theil des Inhalts der Mutterzelle zur Bildung des Spermatozoids verwendet; dieses bildet sich (nach Millardet) [1]) im Umkreis eines trüben, aus Protoplasma und Stärkekörnchen bestehenden rundlichen Klumpens, der während der Entstehung des Spermatozoids immer heller wird und bei dem Austritt der letzteren aus der Mutterzelle eine Blase darstellt, die aus dem nicht verwendeten Protoplasma und darin liegenden

1) Die abweichende Ansicht Hanstein's vergl. l. c.

Stärkekörnchen besteht. Bei Pilularia, wo das Spermatozoid ein 4—5 mal gewundener Faden ist, bleibt diese Blase in der Mutterzelle stecken, bei Marsilia dagegen adhärirt sie den hinteren Windungen des 12—13 mal korkzieherartig gewundenen Spermatozoids, wird bei dessen schwärmender Bewegung oft längere Zeit mitgeschleppt, um aber endlich abgestreift zu werden. — Sind die Spermatozoiden in ihren Mutterzellen gebildet, so wird das Exosporium am Scheitel zersprengt, das Endospor quillt als hyaline Blase hervor, die endlich zerreissend die Spermatozoiden entlässt (Fig. 286 unten).

Das weibliche Prothallium wird innerhalb der Scheitelpapille der Macrospore aus einem kleinen Theil ihres Protoplasmas gebildet und tritt erst später theilweise aus dem Sporenraum hervor, bleibt aber, mit seiner Basalfläche den letzteren schliessend, mit ihm in Verbindung, um die dort angehäuften Nährstoffe (Stärkekörner, fettes Oel und Eiweissstoffe) auszunutzen. Die einzelnen Vorgänge bei der ersten Anlage des Prothalliums sind noch in mancher Hinsicht unklar; gewiss ist, dass es aus einer Ansammlung von Protoplasma im Raum der Papille entsteht; dieses Protoplasma zerfällt alsbald in mehrere Zellen, die sich nach Hanstein (bei Marsilia und Pilularia) erst später mit Häuten bekleiden und so einen Gewebekörper darstellen. Die weiteren Vorgänge glaube ich nach Pringsheim's, Hanstein's, Hofmeister's Angaben, verglichen mit meinen eigenen Beobachtungen an Marsilia salvatrix, kurz dahin zusammenfassen zu können, dass der Gewebekörper des Prothalliums zu einer gewissen Zeit in der Scheitelpapille der Macrospore völlig eingeschlossen ist, oben bedeckt von den Hautschichten des Sporenscheitels selbst, unten und innen abgeschlossen gegen den Sporenraum durch eine Zellhautlamelle, welche wie ein Diaphragma quer ausgespannt ist und sich im Umfang an das Endosporium ansetzt. — Durch das weitere Wachsthum des Prothalliums werden die Hautschichten der Papille oben zerrissen, der Rücken des Prothalliums tritt hervor in den Raum, den die äusseren dicken Hautschichten der Macrospore hier frei lassen (in den Trichter); und später wölbt sich das Diaphragma convex nach aussen, wodurch das Prothallium noch weiter nach aussen geschoben wird. Diess einstweilen zur Orientirung über die Lage des Prothalliums zur Macrospore (man vergl. die Figurenerklärungen weiter unten).

Das Prothallium von Salvinia natans [1]) erreicht eine weit beträchtlichere Grösse als das der beiden anderen genannten Gattungen, es ist chlorophyllreich und bildet mehrere, selbst zahlreiche Archegonien in bestimmter Stellung. Nachdem es die Häute der Papille durchbrochen hat, erscheint es zwischen den drei Lappen des Exosporiums von oben gesehen dreiseitig; eine dieser Seiten ist die Vorderseite, die beiden Hinterseiten treffen rückwärts in einem spitzen Winkel zusammen; eine Linie von hier aus zur Mitte der Vorderseite läuft über den sattelartig erhabenen Rücken des Prothalliums und wird als Mittellinie bezeichnet: die Vorderseite ragt höher empor als der Rücken, und da, wo sie mit den beiden Hinterseiten zusammentrifft, wachsen die beiden Ecken später zu langen, flügelartig neben der Macrospore hinabhängenden Fortsätzen aus. Das erste Archegonium erscheint auf der Mittellinie des erhabenen Rückens unmittelbar hinter der fortwachsenden Vorderseite des Prothalliums; dann treten ohne Ausnahme noch

1) Alles hier über Salvinia Gesagte nach Pringsheim l. c.

zwei Archegonien rechts und links neben jenen auf, so dass sie in einer der Vorderseite (Scheitellinie) parallelen Querreihe stehen. Wird eines dieser Archegonien befruchtet, so hat es damit sein Bewenden, geschieht es nicht, so wächst das Prothallium an seiner Vorderseite weiter, und es werden noch 1—3 neue Querreihe von Archegonien erzeugt, deren jede 3—7 Archegonien enthalten kann. Die längliche Centralzelle jedes Archegoniums liegt schief im Gewebe des Prothalliums, so zwar, dass ihr äusseres (Hals-) Ende nach hinten sieht, ihr inneres tieferes Ende der Vorderfläche zugekehrt ist; an dieser letzteren Stelle liegt später die Scheitelzelle des embryonalen Stammes. Junge Archegonien zeigen den Scheitel ihrer Centralzelle mit vier kreuzweise gestellten oberflächlichen Zellen bedeckt; in jeder dieser letzteren tritt eine von aussen oben nach innen unten

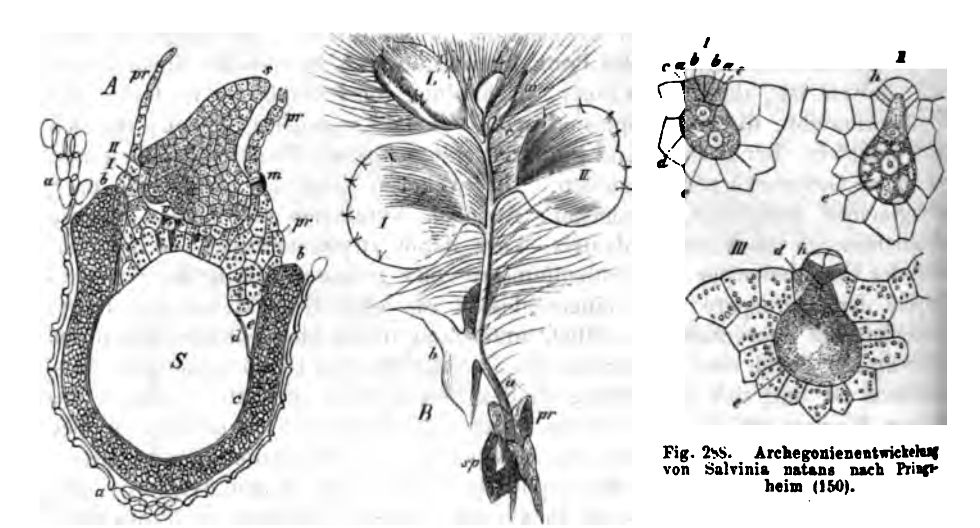


Fig. 288. Archegonienentwickelung von Salvinia natans nach Pringsheim (150).

Fig. 287. Salvinia natans nach Pringsheim: *A* Längsschnitt durch Macrospore, Prothallium und Embryo in der Mittellinie des Prothalliums geführt (ungef. 70mal vergr.): *a* Zellschicht des Sporangiums, *b* Exosporium, *c* Endosporium, *e* dessen Fortsetzung, *d* das oben erwähnte Diaphragma, welches das Prothallium vom Sporenraum trennt; *pr* Prothallium, bereits vom Embryo durchbrochen; *I*, *II* die beiden ersten Blätter desselben, *o* dessen Stammscheitel; *s* das Schildchen. — *B* eine ältere Keimpflanze mit der Spore *sp*, dem Prothallium *pr* (20mal vergr.): *a* das Stielchen, *b* Schildchen, *I*, *II* erstes und zweites einzelnes Blatt, *L*, *L'* Luftblätter des ersten Quirls, *w* dessen Wasserblatt.

geneigte Wand auf, der in jeder inneren Zelle noch eine solche folgt (Fig. 288 *I*, *a*, *bc*); durch das folgende Wachsthum werden diese Zellen in vier Reihen von je drei über einander liegenden Gliedern verwandelt (*II*, *III*), deren untere als Schlusszellen, die oberen Paare als »Hals« bezeichnet werden (*III*, *h*, Hals). Unterdessen entsteht am Scheitel der Centralzelle eine neue Zelle, die sich, conisch zugespitzt, zwischen die Schlusszellen einschiebt (*I d*, *III d*) und die hier zuerst von Pringsheim entdeckte Canalzelle darstellt; sie verwandelt sich in Schleim, welcher aus dem durch Abwerfen des »Halstheils« geöffneten Canal austritt. Der ganze Inhalt der Centralzelle (*I*, *II*, *IIIe*) wird zur »Befruchtungskugel« (Ei). Nach erfolgter Befruchtung schliesst sich der Canal durch die sich querdehnenden Schlusszellen wieder. — Das Prothallium von Marsilia und Pilularia tritt als halbkugeliger Gewebekörper aus der Scheitelpapille der Macrospore hervor, nachdem es die Sporenhäute an dieser Stelle zerrissen (Fig. 290 *A*, *B*) hat, und bleibt in

es von den äusseren Hautschichten der Macrospore gebildeten Trichters
Schon frühzeitig, vor seinem Durchbruch, erkennt man nach Hanstein
· grosse Centralzelle, die in ihrem ganzen Umfang wenigstens anfäng-
›n einer einzigen Lage von Zellen umgeben ist, so dass das Prothallium
· Anlage nach eigentlich nur ein einziges Archegonium darstellt. Die
e ist auch hier von vier kreuzweise gestellten Zellen bedeckt, die zu-
Scheitel des ganzen Prothalliums darstellen, durch einen ähnlichen
·ie bei Salvinia bilden sie den freien Halstheil (der bei Marsilia nur
i Pilularia hoch emporragt) und die Schlusszellen des Archegoniums;
Centralzelle, deren Protoplasma sich contrahirt, wird nach Hanstein
eine kleine, zwischen die Schlusszellen sich eindrängende Canal-
›ar, die sich ähnlich wie bei Salvinia verhält. Auch Hanstein konnte
der Centralzelle keine weitere Zellbildung erkennen, der ganze Pro-
›rper derselben wird zum Ei
ngskugel). Nach der Befruchtung
sich die die Centralzelle um-
›ewebeschicht des Prothalliums, es
einige Chlorophyllkörnchen in dem
ıd die äusseren Zellen wachsen bei
vatrix (Fig. 291) zu langen Wurzel-
s, die zumal dann stark wuchern,
ne Befruchtung erfolgt. Zur Zeit
ngniss sammeln sich die Spermato-
Marsilia salvatrix in grosser Zahl in
er über dem Prothallium und drin-
›n Archegoniumhals ein (Weiteres
ei Hanstein Jahrb. IV.).

Entwickelung der zweiten
ildenden Generation. Die
›ilungsvorgänge, durch welche die
·h der Befruchtung bei Salvinia sich
·yo umbildet, sind von Pringsheim
ester Weise dargestellt worden. Die
ıng erfolgt durch eine Wand, welche
› Stück der Centralzelle, über wel-
Archegonienmündung sitzt, von
·ren, meist grösseren Stück schei-
st senkrecht zur Mittellinie des Pro-
und zur Basalfläche desselben; die
Zelle theilt sich nun durch eine auf
ı nahezu senkrechte Wand. Halbirt
/inkel, den diese beiden Wände ein-
durch eine gerade Linie (Fig. 289,

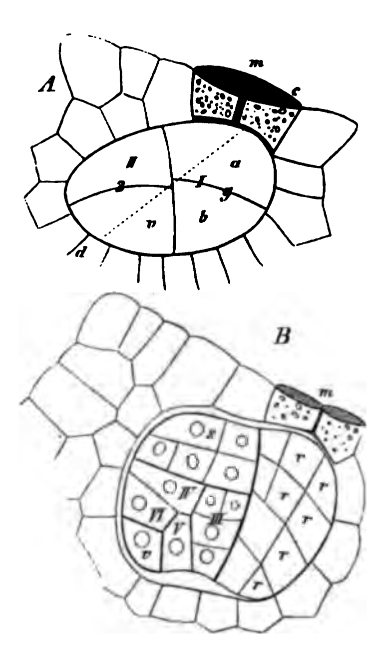


Fig. 289. Salvinia natans, mediane Längsschnitte durch das Prothallium und den jungen Embryo: *A* nach den ersten drei Theilungen der Eizelle, *I* das erste Segment durch die Wand *g* in die Zellen *a* und *b* getheilt; *II* das zweite Segment, durch die Wand 2 von der Scheitelzelle *v* abgeschnitten; *cd* Wachsthumsaxe. — *B* weiter entwickelter Embryo: *r r r* die ersten Anlagen des Stielchens, *s* Scheitelzelle des Schildchens, *III—VI* folgende Segmente, *v* Scheitelzelle des Stammes. — *m* in *A* und *B* die Schlusszellen des Archegoniums (nach Pringsheim).

tellt diese die Wachsthumsaxe des Stammes dar; das zuerst abgeschnit-
›e Stück des Embryos ist das erste Segment (*A*, *I*), die durch die zweite
eschnittene Zelle das zweite Segment der nun nach vorn und unten lie-
ımmscheitelzelle (*A*, *v*); in dieser letzteren treten nun abwechselnd auf-

und abwärts geneigte Wände auf, wodurch die zwei Reihen von Segmenten gebildet werden, aus denen der Stamm von Salvinia sich auch fernerhin aufbaut; Fig. 289 *B* zeigt in *III*, *IV*, *V*, *VI* diese schon weiter sich theilenden Segmentzellen. Eine Wurzel wird jetzt so wie später nicht gebildet, Salvinia ist absolut wurzellos. Für das Verständniss der weiteren Vorgänge ist Fig. 287 mit Fig. 289 zu vergleichen; der heranwachsende Embryo sprengt das Prothallium: aus dem ganzen ersten Segment (*r r r* in *B* Fig. 289) entsteht das sogen. Stielchen (besser Fuss) der jungen Pflanze (*a* in Fig. 287); aus dem ganzen zweiten Segment bildet sich ein eigenthümliches, von allen folgenden Blättern abweichendes Blattgebilde, das Schildchen (*b* in Fig. 287 *B*), durch dessen Wachsthum die Stammknospe hinabgedrückt wird (Fig. 287 *A*, *v*). Der Vordertheil des Embryos ist der Vorderseite, sein Hintertheil der Hinterseite des Prothalliums zugekehrt, seine Wachsthumsaxe liegt in einer Ebene mit der Mittellinie des letzteren. — Die ersten

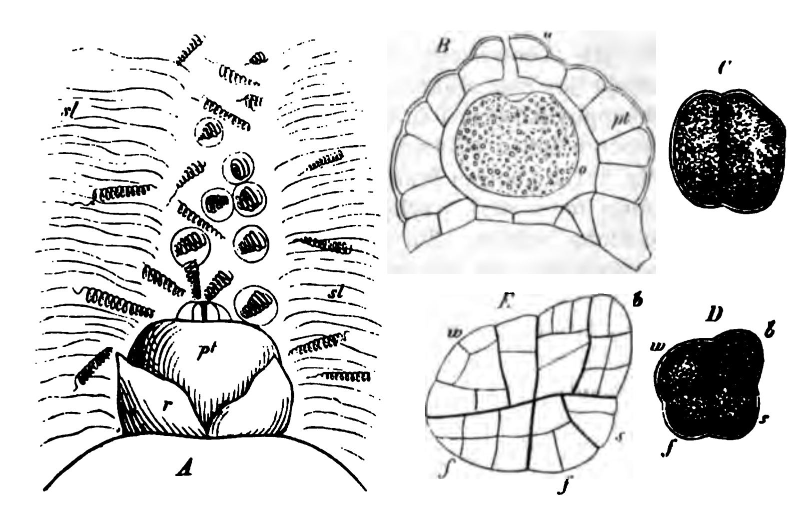


Fig. 290. Marsilia salvatrix: *A* das Prothallium *pt*, aus zerrissenen Hauttheilen *r* der Spore hervorragend, die den Trichter bildenden Schleimschichten mit zahlreichen Spermatozoiden. — *B—E* nach Hanstein: *B* senkrechter Durchschnitt eines Prothalliums *pt* mit dem Archegonium *a* und der Eizelle *o*; *C*, *D*, *F* junge Embryonen: *s* Stammscheitel, *b* Blatt, *w* Wurzel, *f* Fuss.

Theilungen des Embryos von Marsilia salvatrix stimmen im Wesentlichen nach Hanstein's und meinen Beobachtungen mit denen bei Salvinia überein, und nach Hanstein gilt diess auch für Pilularia, doch tritt bei beiden Gattungen sofort in dem ersten Segment die Anlage der ersten Wurzel hervor; zur Orientirung sei vorläufig bemerkt, dass auch hier der Stamm von Anfang an horizontal kriecht oder schwimmt, wie bei Salvinia, und dass er hier in acropetaler Folge zahlreiche Wurzeln bildet. Fig. 290 zeigt die ersten Theilungen des Embryos von Marsilia salvatrix; die Eizelle wird durch eine beinahe senkrechte Wand in eine vordere grössere und eine hintere kleinere Zelle getheilt; jene zerfällt durch eine fast horizontale Wand in ein oberes Segment, welches das erste Blatt bildet, diese (die hintere Zelle, nach dem Vorbild von Salvinia das erste Segment des sich constituirenden Stammes) zerfällt ebenfalls in zwei über einander liegende Zellen, deren obere die erste Wurzel erzeugt. Die Verbindung zwischen Embryo und Prothal-

rird hergestellt durch den Fuss, der sich aus dem hinteren unteren Qua-
n und aus dem dritten abwärts gekehrten Segment des Stammes bildet
90 *E*). Die Scheitelzelle des Stammes liegt also nach der Bildung der ersten
gmente zwischen dem Vorderrand des ersten Blattes und dem des Fusses;
pät, in dem durch Fig. 291 dargestellten Stadium, erkennt man diese Her-
les ersten Blattes, der ersten Wurzel und
sses aus der Anordnung der Zellen.

as weitere Wachsthum der drei in
Habitus sonst sehr verschiedenen Gat-
stimmt zunächst darin überein, dass die
im Embryo ausgesprochene Bilateralität
sammenhang mit dem entschieden hori-
n Wuchs festgehalten wird, obgleich die
ler Scheitelzelle und ihrer Segmente,
r sehen werden, sich ändert. Im Unter-
gegen die Muscineen und Equiseten, aber
stimmend mit den Farnen, wird bei den
rpeen nicht aus jedem Stammsegment
t erzeugt, es bleiben vielmehr bestimmte
te steril, die dann zur Bildung der
dien verwendet werden. Die Blätter
n wie die der Farne und Ophioglossen
al durch Vermittlung einer Scheitelzelle,
eireihig alternirende Segmente ablegt. —
die Entwickelung einen constanten Ver-
nimmt, findet eine Erstarkung der
lanze statt, die sich in der Vergrösse-
er Blätter und Vervollkommnung ihrer
, so wie in einer Aenderung der Stel-
rhältnisse ausspricht; um diess jedoch
machen, ist es nöthig die Salvinia
its und die Marsiliaceen (Marsilia und
a andrerseits gesondert zu betrachten.

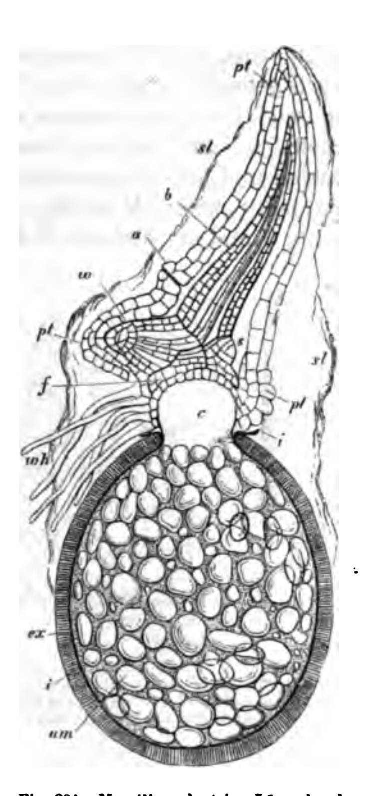


Fig. 291. Marsilia salvatrix, Längsdurchschnitt der Spore, des Prothalliums und des Embryos, ungef. 60mal vergr. *am* Stärkekörner der Spore, *i* innere Sporenhaut, oben lappig zerrissen, *ex* das aus Prismen bestehende Exosporium; *c* der Raum unter dem hinaufgewölbten Diaphragma, auf welchem die Basalschicht des Prothalliums sitzt; *pt* das Prothallium, *wh* dessen Wurzelhaare; *a* das Archegonium; *f* der Fuss des Embryos, *w* dessen Wurzel, *s* dessen Stammscheitel, *b* dessen erstes Blatt, durch welches das Prothallium ausgedehnt wird; *sl* die Schleimhülle der Sporen, welche anfangs den Trichter über der Papille bildet und noch jetzt das Prothallium umhüllt; 50 Stunden nach der Aussaat der Sporenfrucht.

r Embryo von Salvinia bildet, wie wir
hen, so lange er im Prothallium einge-
en ist, die Segmente seiner Scheitelzelle
end oben und unten; wenn aber bei
r Verlängerung des Stammes der Schei-
i heraustritt, so erfolgt eine Drehung
°, so dass die beiden alternirenden Seg-
ihen der Scheitelzelle fortan rechts und
egen, ein Verhalten, welches von Hof-
auch bei Pteris aquilina beobachtet wurde. Das erste Blatt ist das oben
te Schildchen, welches median dorsal gestellt ist, darauf folgt dann noch
ites und drittes einzeln stehendes Luftblatt, bevor endlich die definitive
llung der Blätter am vierten Knoten eintritt; jeder Blattquirl besteht fortan
em auf der Bauchseite (rechts oder links) entspringenden Wasserblatt,

welches alsbald sich verzweigend einen Büschel langer, in das Wasser h
hängender Fäden darstellt, während zwei andere Blätter mit ganzer flacher S|
auf dem Rücken entspringen und nur mit ihrer Unterseite das Wasser ber
(Fig. 295). Diese dreigliedrigen Blattquirle alterniren und bilden somit zwei R
ventraler Wasserblätter und vier Reihen dorsaler Luftblätter; ihre Altersfol
Quirl und die Stellung der (unter sich antidromen) Quirle wurde schon bei Fi
(auf p. 176) angedeutet. Der Knoten des Stammes, welcher einen Blattqui
zeugt, wird, wie Pringsheim zeigte, von einer Querscheibe des langen Vegetat
kegels gebildet, welche ihrer Länge (Höhe) nach einem halben Segment entsp
während jedes Internodium eine ganze Segmenthöhe einnimmt. Eine Kn
scheibe sowohl wie jedes Internodium besteht aus verschieden alten Zelle
rechten und linken Segmentreihe: in Fig. 142 z. B. wird ein Internodium gel
von dem Segment *H* auf der rechten Seite, der vorderen Hälfte des älteren
ments *G* und der hinteren Hälfte des jüngeren Segments *J* auf der linken S

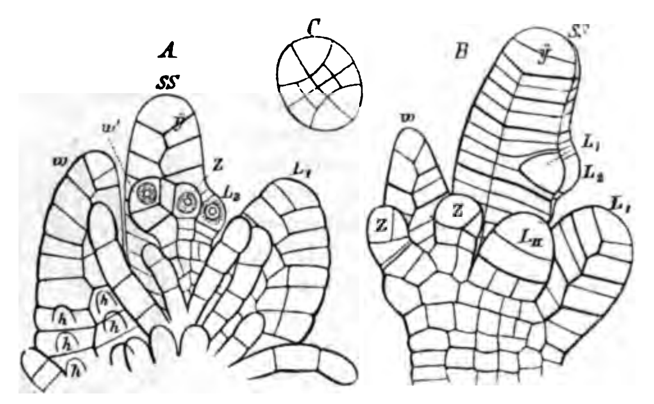


Fig. 292. Gipfel des horizontal schwimmenden Stammes von Salvinia nach Pringsheim. — *A* Unter- oder seite, *B* linke Seite, *C* Querschnitt des langen Vegetationskegels. — *ss* Stammscheitelzelle, *y* letzte Theilun derselben; *w* Wasserblatt, *z* dessen seitliche Zipfel; *L*, *L* die Luftblätter, *h h* die Haare.

das folgende Internodium entsteht aus dem linken ganzen Segment *L* un
beiden rechts liegenden Hälften von *K* und *H*; die dazwischen liegende Kn
scheibe, welche die Blätter *w*, L_1, L_2 (Fig. 142) bildet, besteht dagegen au
vorderen Hälfte des linken, älteren Segments *J* und der hinteren Hälfte des j
ren rechten Segments *K*: im vorhergehenden und nachfolgenden Knoten sin
Verhältnisse mit Vertauschung von rechts und links dieselben. In jedem Qu
das Wasserblatt das älteste, das ihm fernere Luftblatt das zweite, das n
Luftblatt das zuletzt entstehende. Jedes Blatt entsteht aus einer Zelle von
stimmter Lage, die sich hervorwölbt (Fig. 292 *B*, L_1, L_2) und als Scheitelzell
Blattes nach zwei Seiten hin Segmente bildend fortwächst.

Auch bei Marsilia ist nach dem oben Mitgetheilten die Scheitelzelle des
bryos so orientirt, dass anfangs durch auf- und abwärts geneigte Wände d
und ventrale Segmente zweireihig entstehen; dem entspricht auch das aus
ersten dorsalen Segment hervorgehende dorsal mediane Blatt; bald aber tri
der Erstarkung der Pflanze eine andere Anordnung ein, indem die Stammsch
zelle dreireihig geordnete Segmente nach $^1/_3$ Divergenz bildet, und zwar so,

Segmentreihe unten (ventral) zu liegen kommt, während die beiden anderen mentreihen den Rücken des Stammes bilden [1]; die Bauchseite des Stammes bil- Wurzeln in streng acropetaler Folge, die jüngsten derselben findet man nahe Stammscheitel; auf der Rückenseite des Stammes entstehen die Blätter in i alternirenden Reihen, indem zugleich gewisse dorsale Segmente steril bleiben



3. Marsilia salvatrix, vorderer Theil des es mit Blättern in $^1/_2$ der natürl. Gr.; knospe, *bb* Blätter, *ff* die Sporenfrüchte, i *x* aus den Blattstielen entspringend.

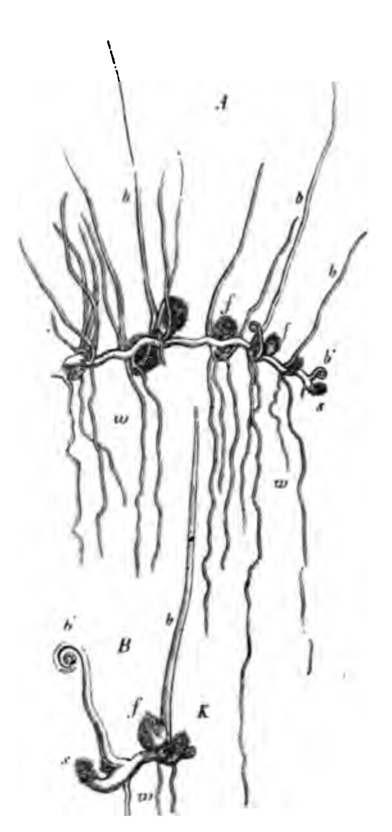


Fig. 294. Pilularia globulifera: *A* in natürl. Gr.; *B* Ende vergrössert, *s* die Endknospe des Stammes, *b b'* Blätter; *w* Wurzeln, *f* Früchte, *k* Seitenknospe.

zur Internodienbildung dienen. Auf das erste spreitenlose, median gestellte des Embryos folgt in der nun eintretenden zweireihigen Anordnung eine hl Jugendblätter mit kurzem Stiel und ganzer, dann zwei-, dann viertheili- Spreite, dann erst folgen normale Blätter mit langem Stiel und viertheiliger, ngs eingerollter Spreite. — In den oben hervorgehobenen Verhältnissen mt Pilularia mit Marsilia nach Hanstein überein; doch bleiben hier sämmt- Blätter spreitenlos (Fig. 294), sie sind lang, conisch, fadenförmig, anfangs vorn spiralig eingerollt.

1) Vergl. die entsprechenden Vorgänge bei Radula und anderen foliosen Jungerman- p. 310.

Die Verzweigung der Rhizocarpeen ist der der Farne ähnlich; bei Salvinia kommen nach Pringsheim niemals Endverzweigung des Stammes vor; neue Sprosse entstehen vielmehr ausschliesslich aus dem basalen Theile der Wasserblätter, und zwar bildet jedes Wasserblatt einen Spross auf seiner dem näheren Luftblatt zugekehrten Seite; jeder Zweig erzeugt sofort einen dreizähligen Quirl. — Die Verzweigung der Marsiliaceen wird von Hanstein zwar als axillär bezeichnet, eine Auffassung, der ich mich jedoch nicht anschliessen kann; die Seitensprosse scheinen allerdings aus dem Stamme selbst zu entspringen und sehr nahe den Blättern, doch erscheinen sie später seitwärts neben den Blättern, nicht axillär, und was ihre erste Anlage betrifft, die noch nicht genau ermittelt ist, so möchte

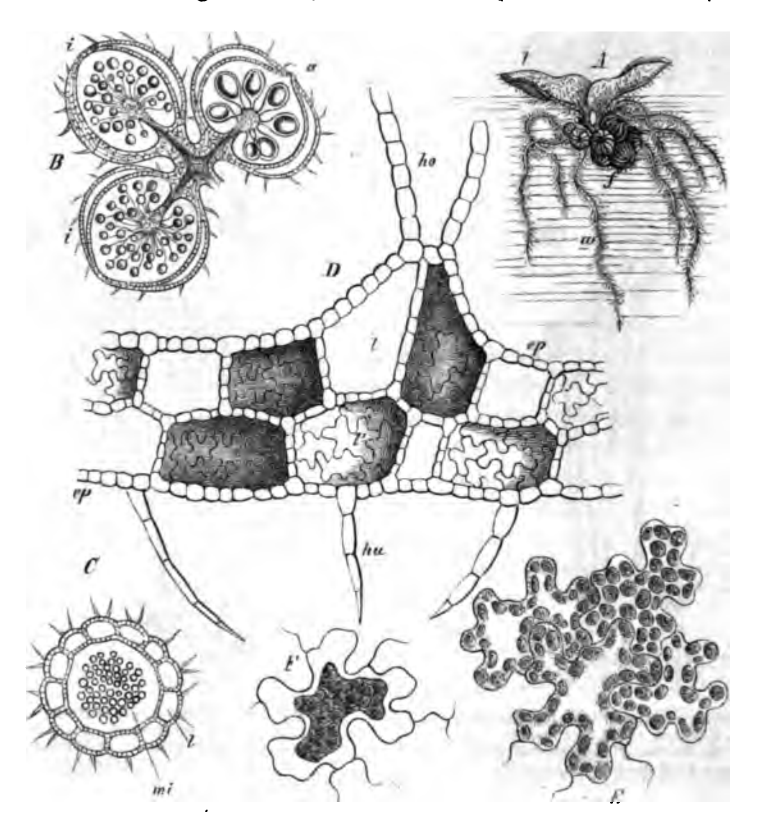


Fig. 295. Salvinia natans: *A* Querabschnitt des Stammes, einen Quirl tragend, *l* Luftblätter, *w* Wasserblatt, mit mehreren Zipfeln, *f* Früchte an diesen (nat. Gr.); *B* Längsschnitt durch drei fruchtbare Zipfel eines Wasserblattes; *a* eine Frucht mit Macrosporangien, *i i* zwei solche mit Microsporangien; *C* Querschnitt einer Frucht mit Microsporangien *mi*; *D* Querschnitt des Luftblattes: *hu* Haare der Unterseite, *ho* solche der Oberseite; *ep* die Epidermis; *l* Luftlücken, die dunklen zeigen die senkrechten Gewebewände im Hintergrunde; (*B*—*D* 10mal [illegible]) *E* Zellen einer Gewebelamelle im Blatt, *F* eine solche nach Contraction des Inhalts in Glycerin.

ich manche Abbildungen Hanstein's und eigene Beobachtungen zunächst eher auf Dichotomie des Stammes deuten, die bei sympodialer wickelartiger Ausbildung der Gabeläste recht wohl zu der genannten Anordnung älterer Theile hinführen könnte; doch sind neue directe Beobachtungen hier wie bei den Farnen über den ersten Ursprung der Zweige abzuwarten.

Das Wachsthum der Wurzeln der Marsiliaceen und deren monopodiale rzweigung stimmt mit der der Farne und Equiseten in allen wichtigeren Punc- übcrein (man vergl. auch Fig. 112).

Die Sporangien der Rhizocarpeen entstehen in kapselartigen, hohlen, all- itig geschlossenen, gestielten Behältern, die man als Sporenfrüchte bezeichnen ann. Bei Salvinia sind es metamorphosirte Zipfel der Wasserbehälter, bei Marsilia itspringen ihre Stiele (die hier zuweilen sehr kurz, aber auch sehr lang sein önnen) auf der äusseren (unteren) Seite der Blattstiele, oder sie treten an der isis dieses Randes neben dem Blattstiel hervor; diese Fruchtstiele können ein- ch und einfrüchtig, oder gabeltheilig und mehrfrüchtig sein; die blattstielstän- gen sind meist in Mehrzahl an einem Blattstiel vorhanden, während bei grund- ändiger Stellung nur eine Frucht zu einem Blatte gehört. Dieses Verhalten findet ine Analogie bei den Ophioglosseen, die Fruchtstiele der Marsilien können mit em »fertilen Segmente« der Ophioglosseenblätter verglichen werden. Jedenfalls nd also die Früchte der Salvinien und Marsilien phyllogenen Ursprungs; bei lularia scheinen die kurzgestielten Sporenfrüchte axillär oder auf der ventralen ite der Blattinsertion, ihre Fibrovasal- ränge aus den Axeln der Blattstränge zu itspringen. Uebrigens zeigt der Bau der orenfrüchte bei den drei Gattungen er- bliche Unterschiede: bei Salvinia (Fig. 5 B) enthalten sie eine einzige geräumige öhlung: aus der Basis derselben tritt ein iel hervor, der im Centrum der Frucht- hle kugelig anschwillt und eine Fort- tzung des axilen Fibrovasalstranges des attzipfels, dessen Ende die Frucht ist, thält; auf der kugeligen Anschwellung tspringen zahlreiche Sporangien, die ent- der Macrosporen oder nur Microsporen nerhalb einer Frucht erzeugen. Der schlechtsunterschied der Sporen greift o hier schon bis auf die Früchte selbst rück. — Bei Pilularia ist die Fruchthöhle senkrechte (d. h. axil parallele) Fächer theilt; bei P. minuta ist sie zweifächerig, bei P. americana dreifächerig; bei P. glo- lifera vierfächerig; jedes Fach trägt an seiner peripherischen Seite einen von der sis zum Scheitel der Frucht verlaufenden, nach innen vorspringenden Wulst, ter welchem ein Fibrovasalstrang verläuft: auf diesem Wulst entspringen zahl- iche Sporangien, von denen die unteren Macrosporen, die oberen Microsporen eugen. Ein solcher mit Sporangien besetzter Wulst kann mit einem Sorus der rne verglichen werden. — Noch verwickelter werden die Verhältnisse bei Marsilia. e Frucht hat hier ungefähr die Gestalt einer Bohne, an deren einer Kante der uchtstiel hinaufläuft (Fig. 293). Das Innere der Frucht kann etwa mit zwei rallel neben einander gestellten, durch eine Wand von einander getrennten cbergestellen, oder mit einer Kiste, in der zwei Reihen von Säcken über einan- r geschichtet sind, verglichen werden; jedes der kleinen Querfächer enthält

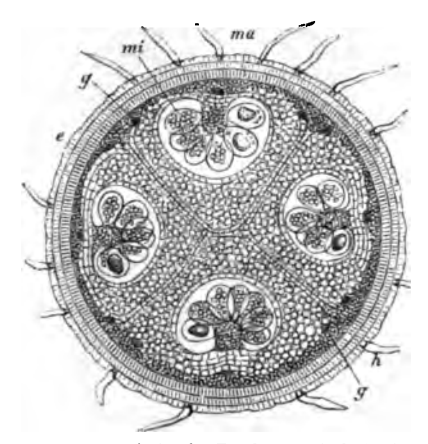


Fig. 296. Querschnitt der Frucht von Pilularia globulifera unter der Mitte, wo die Macro- und Microsporangien gemengt sind (*ma* und *mi*); *g* die Fibrovasalstränge, *h* Haare, *r* die Epidermis der Aussenfläche.

einen Sorus, dessen Placenta an seiner Aussenseite vom Rücken zur Bauc der Frucht verläuft und leistenförmig vorspringt; auf der Kante trägt d eine Reihe von Macrosporangien, rechts und links davon Reihen von Micros gien (über das Verhalten dieser Fächer bei der Keimung s. unten). Jed centa entsprechend verläuft auf der Innenseite der Fruchtschale ein Fibr strang, der aus dem den Rücken umlaufenden Hauptstrange entspringt un der Bauchkante hin sich verzweigt.

Unsere Kenntniss der Entwickelungsgeschichte der Sporenfrüchte is sehr lückenhaft. Betreffs derer von Salvinia ist soviel bekannt, dass an Zipfel des Wasserblattes ringsum und tan eine ringförmige Zone sich erhebt, emporwachsend den Zipfel umhüllt ur ihm zusammenschliesst; aus dem verl kugelig anschwellenden Ende des entstehen dann die Sporangien als Tri Dr. Pfeffer, der in dieser Beziehung c gaben von Griffith und Mettenius be (briefl. Mittheilung), vergleicht wie A. Braun die Hülle der Salvinienfru dem Integument einer Samenknosp würde eine Vergleichung mit dem In der Hymenophyllaceen für näher liege zutreffender halten. — Wenn so eine lichkeit der Salvinienfrucht mit de schleierten Sorus jener Farnfamilie vortritt, so zeigt andererseits Brau die viel complicirteren Sporenfrüch Marsilien und Pilularien als metamor Blätter betrachtet werden dürfen, Fiederblättchen mit ihren Oberseit sammengeschlagen auf diesen die tragen, in bestimmter Beziehung zu lauf der Nerven (Gefässbündel) ähnl bei den Polypodiaceen; aus der mi nicht klaren Entwickelungsgeschicht sow's geht ausserdem hervor, dass a Marsilia in früherer Zeit die Sor durch enge Ausgänge nach aussen l öffnet sind.

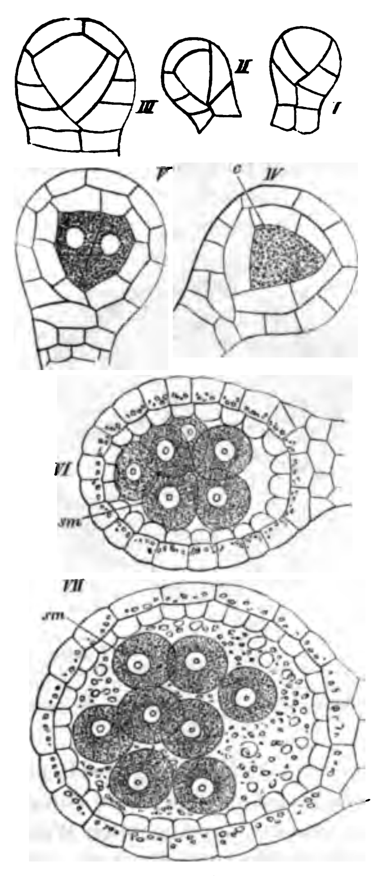


Fig. 297. Entwickelung des Sporangiums von Pilularia globulifera, sämmtliche Figuren im optischen Längsschnitt; *c* Centralstelle = Urmutterzelle der Sporen; *sm* Sporenmutterzellen (550).

Die Sporangien entstehen, wi erwähnt, aus einzelnen Oberfläch der Placenta oder des Trägers des Nach meinen noch nicht ganz abgeschl Beobachtungen ist die Zellenfolge im jungen Sporangium bei Pilula der Polypodiaceen sehr ähnlich: nach Anlage des Stieles und der zelle der Kapsel erfolgen in dieser zwei Umgänge schiefer Theilungen, v eine doppelte Wandungsschicht und eine tetraëdrische Centralzelle des S

giums gebildet wird; während jene durch radiale Wände in zahlreichere Zellen zerfallen und der Umfang der Kapsel wächst, theilt sich die Centralzelle erst in zwei, dann durch successive Zweitheilungen in acht Sporenmutterzellen, die sich in dem mit körniger Flüssigkeit erfüllten Raum des Sporangiums isoliren und abrunden. Die innere Wandungsschicht bleibt bis zur Zeit der Sporenbildung ein zartes Epithel, verschwindet aber bei der Sporenreife, so dass auch hier die Sporangienwand zuletzt einschichtig ist; sie bleibt bei Marsilia und Pilularia, wo die Fruchtwand sehr hart ist, zart und farblos, die Sporangien stellen hyaline Säckchen dar; bei Salvinia, wo die Fruchtwand zart und dünn ist, nehmen die Zellen der Sporangienwand mit der Reife grössere Consistenz und braune Färbung an, ähnlich wie bei den Farnen. Bis zur beginnenden Viertheilung der Sporenmutterzellen verhalten sich alle Sporangien gleich; die Differenzirung in Macro- und Microsporangien tritt, wenigstens nach den Beobachtungen an Pilularia, erst jetzt in folgender Weise auf[1]: handelt es sich um ein Microsporangium, so werden sämmtliche Mutterzellen in je vier tetraëdrische Sporen zerlegt, die sich sämmtlich als Microsporen ausbilden; in dem Macrosporangium dagegen bleiben die Mutterzellen bis auf eine ungetheilt; diese eine theilt sich zunächst gerade so, wie die Mutterzellen der Microsporen (Fig. 298 *I*), aber nur eine der vier Tochterzellen bildet sich weiter aus; zwar beginnt in den drei anderen die Anlage eines rauhen Exosporiums innerhalb einer äusseren Gallertschicht; diese letztere löst sich bald auf, die drei abortirenden Sporen bilden sich nicht weiter aus (Fig. 298 *II*, *III*), während die vierte ihren Umfang alsbald rasch vergrössert und zu einem eiförmigen, anfangs dünnwandigen Sack heranwächst, der das Volumen der drei Schwesterzellen um das Mehrhundertfache übertrifft; gewöhnlich bleiben die Reste der einschrumpfenden Schwesterzellen noch lange Zeit an dem Scheitel der Macrospore hängen, selbst an reifen Macrosporen sind sie nicht selten noch zu finden. Die Macrospore von Pilularia ist anfänglich mit einer, wenn sie ungefähr ein Drittel ihrer definitiven Länge erreicht hat, mit zwei Hautschichten ringsum bekleidet, einer inneren derben, braunen, und einer äusseren glashellen. Während die Spore heranwächst, bildet diese glashelle Haut eine kuppelförmige Ausstülpung auf dem Scheitel der Spore (Fig. 299 *b'*), und zugleich entsteht eine dritte Hautschicht (*c*), die sehr deutlich aus radial gestellten prismatischen Stücken zu-

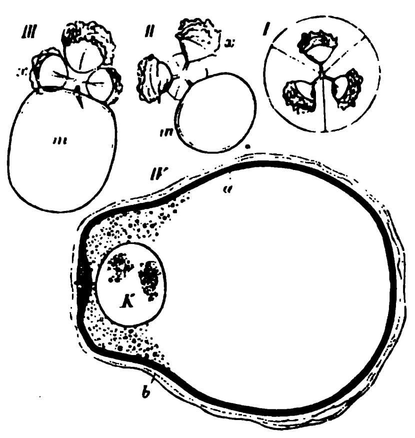


Fig. 298. Entwickelung der Macrospore von Pilularia pilulifera. *x* die abortirenden Schwesterzellen, *m* die Macrospore, *k* deren Zellkern: *a* ihre innere, *b* ihre zweite Zellhautschicht (350).

1) Ueber die entsprechenden Vorgänge bei Marsilia vergl. Russow l. c. — Russow rügt bei dieser Gelegenheit, dass ich bei der Sporenbildung der höheren Kryptogamen keine Specialmutterzellen annehme; ich kann nur erwidern, dass ich überhaupt nirgends solche annehme, da der Begriff Specialmutterzelle überall überflüssig ist, auf einer Inconsequenz in unserer jetzigen Zellentheorie beruht.

sammengesetzt ist; diese Prismen sind kurz auf dem unteren Theil der Sp
länger unter dem Scheitel; hier bilden sie einen Kragen, der die vorhin g
Ausstülpung (*b'*) umgiebt; auch auf dieser letzteren erscheint eine dünne
artige Schicht mit prismatischer Structur, die indessen wenig deutlich ist
lich, wenn die Spore schon fast ausgewachsen ist, umgiebt sie sich mit ein
ten, sehr dicken, hyalinen, gallertartigen Haut, die ebenfalls prismatische S
erkennen lässt (*d*), zugleich aber auch concentrische Schichtung zeigt; au
Haut lässt den Scheitel frei und bildet, ihn ringsum überragend, den a
Theil des trichterförmigen Eingangs zum Scheitel der Spore; um diese Zei
die kuppelförmige, blasige Erweiterung der zweiten Haut (*b'*) am Scheitel
platzen und sich zu entleeren; statt ihrer findet man an der reifen Spo
Fig. 299 *b'* zeigt, eine faltige conische Warze; die eigentliche Scheitelpa
welcher sich bei der Keimung das Prothallium bildet, wird durch eine n
tretende Vorwölbung der inneren Haut gebildet. Die prismatische Stru

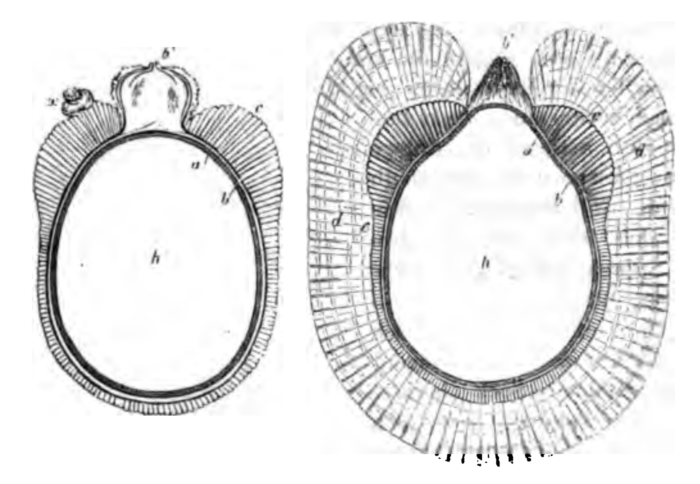


Fig. 299. Weitere Entwickelung der Macrospore von Pilularia pilulifera. *h* Hohlraum der Spore, *a* i
b die zweite, *c* dritte, *d* vierte Hautschicht (80).

beiden äusseren Sporenhäute kann als Ausdruck des Vorhandenseins sich
dender Lamellensysteme von dichterer und weicherer Substanz, die auf
renoberfläche senkrecht stehen, betrachtet werden; das dritte, concentri
mellensystem ist hier nur an der äusseren Haut deutlich wahrnehmba
dieselbe Art lässt sich auch der Bau des Exosporiums von Marsilia begre
bildet mit Ausnahme des Scheitels eine gleichmässig dicke Hülle um d
(Fig 291 *ex*) und besteht aus deutlichen, radial gestellten Prismen, derer
flächen jedoch viel dichter sind, so dass die ganze Schicht den Eindru
Bienenwabe macht; die Prismen sind aber nicht hohl, wie leere Bien
sondern mit minder dichter Substanz gefüllt. Auch bei Marsilia ist eine
Gallerthülle vorhanden, welche den Scheitel freilässt, im Umkreis dessel
sich hoch erhebt und so den tiefen Trichter bildet; sie lässt vorzugsweise
centrische Schichtung erkennen (Fig. 286 *s l*). Ich zweifle nicht, dass
Structur des dicken Exosporiums von Salvinia nur ein Ausdruck comp

Dichtigkeitsdifferenzen ist. — Die Microsporen sind den Macrosporen insofern ähnlich, als auch sie eine feste innere Schicht des Exospors besitzen, die cuticularisirt ist und eine auf Dichtigkeitsdifferenzen beruhende innere Sructur erkennen lässt; diese Schicht ist bei Marsilia von einer dicken, bei Pilularia von einer dünnen, hyalinen, quellbaren Hülle umgeben.

Die Classe der Rhizocarpeen enthält ausser den genannten nur noch die Gattung Azolla, die sich (noch wenig bekannt) der Salvinia anschliesst; die vier Gattungen bilden demnach zwei Gruppen, Salviniaceen (Salvinia und Azolla) und Marsiliaceen (Marsilia und Pilularia), deren weitere Charakteristik nach Obigem hier kaum nöthig erscheint.

Die Gewebebildung der Rhizocarpeen ist, im Vergleich zu ihrer äusseren Gliederung, eine ziemlich einfache: ein axiler Fibrovasalstrang durchzieht Wurzel, Stamm und Blattstiel in der Lamina von Marsilia vielfach dichotomirt und am Rande anastomosirend. Wie bei Wasser- und Sumpfpflanzen gewöhnlich, enthält das parenchymatische Grundgewebe grosse Luftcanäle, die auf dem Querschnitt in einen Kreis gestellt, durch radiale Gewebelamellen getrennt sind. Bei Salvinia bildet das Parenchym überall nur einfache Gewebelamellen (Fig. 295 *D*), welche die umfangreichen, im Luftblatt wie Zellen einer Bienenwabe über einander liegenden Lufträume abgrenzen. Die äussere Zellschicht ist als Epidermis differenzirt mit Haaren und Spaltöffnungen auf Blättern und Fruchtwänden, diese sehr eigenthümlich gebildet und klein; über die eigenthümlichen Interstitialstreifen der Marsilienblätter s. Braun (l. c. 672); über die Histologie der Frucht s. Russow (l. c.).

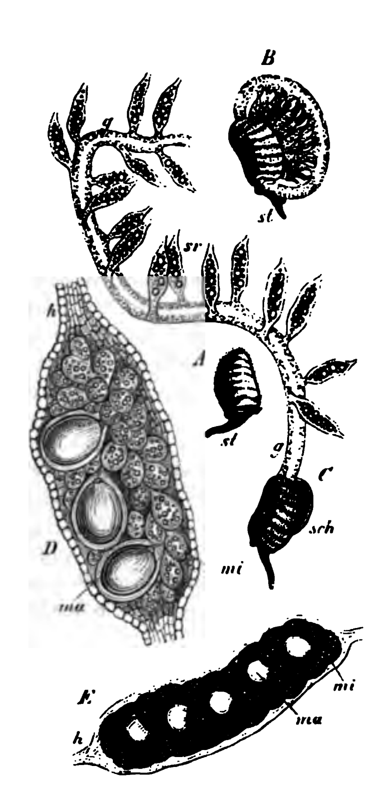


Fig. 300. Marsilia salvatrix: *A* eine Frucht in natürl. Gr.; *st* der obere Theil ihres Stiels; *B* eine im Wasser aufgesprungene Frucht lässt den Gallertring hervortreten (diess nach Hanstein); *C* der Gallertring *g* ist zerrissen und ausgestreckt, *sr* die Sorusfächer, *sch* Fruchtschale; *D* ein Säckchen (Fach) mit seinem Sorus aus einer unreifen Frucht; *E* ein solches aus einer reifen Frucht; *mi* Microsporangien, *ma* Macrosporangien.

Der Bau der Frucht von Salvinia natans wird durch Fig. 295 *B*, *C* hinreichend erklärt; die Sporangien werden durch Verwesung der ganzen Pflanze während des Winters frei, die Macrosporen erfüllen das Sporangium und streifen es auch bei der Keimung nicht ab. Der Fruchtbau der Marsiliaceen (die genannten Arten perenniren) bedingt zugleich die ungemein merkwürdigen Vorgänge bei der Sporangienaussaat derselben, und soll noch kurz erläutert werden. Unter der anfangs stark behaarten, mit Spaltöffnungen versehenen Epidermis der Fruchtwand liegen 2—3 Schichten radial gestreckter, verdickter und verholzter Zellen, die eine sehr harte, bei Marsilia für Wasser schwer durchdringbare Fruchtschale bilden (vergl. Fig. 296 und Fig. 300). Darunter liegen Zellenschichten von parenchymatischer Natur, in denen die Fibrovasalstränge der Frucht verlaufen: bei Pilularia pilulifera im ganzen zwölf, meridianartig von der Basis zum Scheitel emporsteigend, je einer unter einer Placenta und je zwei rechts und links neben den vier Scheidewänden der Frucht; bei Marsilia verläuft der Strang des Fruchtstiels in der Rückenkante der Frucht und sendet rechts und links querlaufende anastomosirende Zweige, den Placenten entsprechend, bis zur Bauchkante, sie liegen im Parenchym unter der harten Schale. Die scheinbare mittlere

Längswand der Frucht von Marsilia ist keine selbständige Bildung, sie besteht vielmehr a den in der Mediane sich berührenden Wänden der Sorusfächer; diese selbst sind a grossen Zellen zusammengesetzt, deren äussere Hautschicht dünn und fest, deren inne Wandmasse aber verschleimt und quellungsfähig ist. Die Sorusfächer der Frucht si längliche, in dieser zweireihig quer und über einander liegende Säckchen, die mit ihre hinteren und vorderen Ende einem Gewebewulst angewachsen sind, der den Winkel der Rücken- und Bauchkante der Frucht ausfüllt, diesen innen umläuft; auch die Zell dieses Wulstes haben äusserst quellungsfähige innere Hautschichten; wird nun nach Ve letzung der steinharten Fruchtschale dem Wasser der Zutritt ermöglicht, so beginnt di Quellung des Wulstes und der Wände der Sorusfächer in kurzer Zeit (10 Min.) mit so grosse Kraft, dass dadurch zunächst die Fruchtwand längs der Bauchkante in zwei Klappen auf spaltet, worauf sich der Wulst von der Innenseite der Schale ablöst, sich durch Quellun verlängert und in Form eines Ringes aus dem Riss hervortritt (Fig. 300 *B*); die Sorusfäche sind diesem Ringe auf seiner inneren Peripherie angewachsen, sie reissen aber, indem dieser sich immer fort ausdehnt, an einer Seite sämmtlich ab, und nun dehnt sich der Ringwulst auf eine enorme Länge aus, dabei immer dicker werdend, gewöhnlich zerreisst er später, wie in Fig. 300 *C*, und streckt sich nun mehr gerade oder wurmförmig aus, die paarweise genäherten alternirenden Sorusfächer tragend. Jedes dieser letzteren enthält an seiner Aussenseite, aber im Inneren die vorspringende Leiste, auf welcher die Sporangien sitzen (*D, E*); die Macrosporen sowohl wie die Microsporen treten aus den Sporangien und aus den sie umhüllenden Sorussäckchen hervor, indem ihre äussere, das Exosporium umgebende Gallerthülle aufquillt; so ihr Volumen vergrössernd gleiten sie hervor und treten in's freie Wasser hinaus, wo nun die Keimung bei Marsilia salvatrix ausserordentlich schnell beginnt und verläuft; bei günstiger Sommertemperatur werden Spermatozoiden und empfängnissfähige Archegonien binnen 12—18 Stunden gebildet. — Hanstein hat zuerst diese Vorgänge genau beschrieben, ich habe sie an Früchten, die ich ihm verdankte, selbst wiederholt gesehen: ihm verdankt man auch die Kenntniss eines ähnlichen, doch mannigfach abweichenden Vorganges bei Pilularia globulifera; die Früchte liegen hier auf oder in der Erde; sie springen vom Scheitel aus vierklappig auf und entlassen einen hyalinen zähen Schleim, der, wenn die Früchte in der Erde verborgen sind, allein hervortritt und einen runden sich tagelang vergrössernden Tropfen bildet; in diesem Schleimtropfen steigen die Macro- und Microsporen empor, hier keimen sie, und erst nach stattgehabter Befruchtung zerfliesst der Schleimtropfen, die befruchteten Macrosporen bleiben auf dem Boden liegen und werden einstweilen durch die Wurzelhaare der Prothallien an ihm befestigt, bis die ersten echten Wurzeln der Embryonen in den Boden eindringen.

Classe 10.

Die Lycopodiaceen [1]).

1) Die geschlechtliche Generation der Lycopodiaceen ist bis jetzt nur bei den Gattungen Selaginella und Isoëtes bekannt; hier werden ähnlich wie

1) Hofmeister: Vergl. Unters. 1851. — Mettenius: Filices horti bot. Lips. 1856. — Cramer: Ueber Lycop. Selago in Nägeli's u. Cramer's pfl. phys. Unters. Heft 3. 1855. — Hofmeister: Entw. der Isoëtes lac. in Abh. d. K. sächs. Ges. d. Wiss. IV. 1855. — De Bary: Ueber ...ung der Lycop. in Bericht d. naturf. Gesellsch. zu Freiburg i. Br. 1858. Heft IV. u. Leitgeb: Ueber Entstehung und Wachsthum der Wurzeln in Nägeli's Beitr. zur ... Heft IV. 1867. — A. Braun: Ueber Isoëtes in Monatsber. der Berliner Akad. 1863.

bei den Rhizocarpeen grosse weibliche und kleine männliche Sporen erzeugt. Bei der Gattung der Lycopodiaceen ist nur der Anfang der Keimung, und nur bei einer Art, bekannt; sie besitzt gleich Tmesipteris und Psilotum nur einerlei Sporen, die in ihrer äusseren Beschaffenheit den Microsporen der erstgenannten Gattungen entsprechen. — Diese Verschiedenheiten würden hinreichen, die Lycopodiaceen in zwei Klassen zu spalten und die Gattungen Lycopodium, Psilotum, Tmesipteris, und das noch weniger bekannte Phylloglossum der ersten Abtheilung der höheren Kryptogamen zuzuweisen, wenn die Verschiedenheit wirklich objectiv vorhanden wäre: gegenwärtig aber beruht sie nur auf ungenügender Kenntniss dieser Gattungen, die noch dazu in ihrer Gewebebildung, ihrer dichotomischen Verzweigung an Stamm und Wurzel, ihrer Blattbildung und anderen Merkmalen den Selaginellen sich eng anschliessen; wir behandeln daher sämmtliche genannte Gattungen, bis auf Weiteres, als Mitglieder einer Klasse.

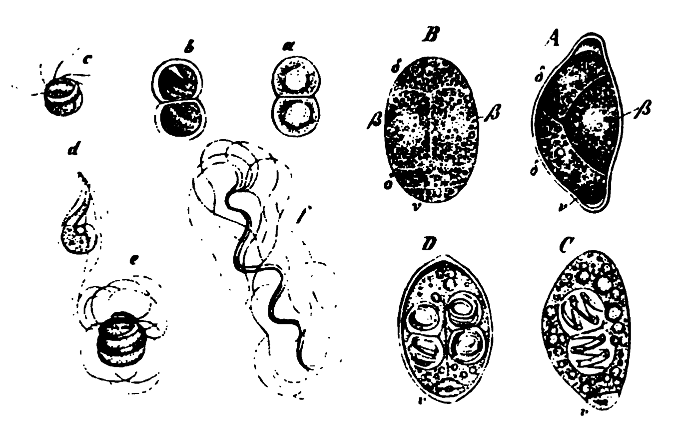


Fig. 301. Keimung der Microsporen von Isoëtes lacustris nach Millardet. — *A* und *C* Microsporen von der rechten Seite, *B* und *D* von der Bauchseite gesehen; in *A* und *B* die Bildung des Antheridiums: *δ δ* dessen Blüthenzellen, *ββ* dessen Bauchzellen; in *C* und *D* die Spermatozoidenbildung, die *δ* und *β* wieder verwischt; *v* ist in *A* bis *D* die vegetative Zelle (Prothallium Millardet's). — *a* bis *f* Entwickelung der Spermatozoiden (*A*—*D*, *a*—*d* ist 580mal, *e* und *f* 700mal vergr.).

Die Microsporen von Isoëtes und Selaginella erzeugen aus ihrem Inhalt nicht unmittelbar, wie man früher glaubte, die Mutterzellen der Spermatozoiden; der citirten Abhandlung Millardet's verdankt man die Kenntniss der für die Verwandtschaft der höheren Kryptogamen mit den Gymnospermen wichtigen Thatsache, dass sich der Inhalt der Microsporen mit deren Reife in einen wenigzelligen Gewebekörper umformt, von dessen Zellen eine steril bleibt und als rudimentäres Prothallium gedeutet werden kann, während aus den anderen die Mutterzellen der Spermatozoiden hervorgehen: diese können daher für ein rudimentäres Antheridium gelten.

Die Microspore von Isoëtes lacustris wird nach der Winterruhe in eine sehr kleine sterile und eine den ganzen übrigen Inhalt umfassende grosse Zelle zerlegt Fig. 301 *A*—*C*); jene, durch eine feste Zellstoffwand abgeschlossen (*v*), erleidet

---

— Milde: Filices Europae et Atlantidis. Leipzig 1867. — Mettenius: Ueber Phylloglossum, bot. Zeitg. 1867. — Millardet: le prothallium male des crypt. vascul. Strassburg 1869. — Juranyi: Ueber Psilotum, botan. Zeitg. 1871, p. 180. — Pfeffer: Entwickel. des Keims der Gattung Selaginella in Hanstein's »Botanische Abhandlungen«. IV. Heft. 1871.

keine erheblichen Veränderungen mehr; die letzte dagegen zerfällt in vier lose Primordialzellen, von denen die beiden bauchständigen je zwei, zus also vier, Spermatozoidmutterzellen erzeugen. — Für die Selaginellen b Pfeffer die Angaben Millardet's, dass auch hier, lange vor dem Ausfallen d ren aus dem Sporangium zunächst eine kleine sterile Zelle durch feste Wa getrennt wird, und dass die andere grosse in eine Anzahl (6—8) prim Zellen (Fig. 303 *A—D*) zerfällt; er fand jedoch ihre Anordnung bei S. M und caulescens anders, als sie Millardet für S. Kraussiana angiebt, was mit sicht auf ähnliche Differenzen am Antheridium der Farne unerheblich schei wesentliche Differenz beider Beobachter besteht aber darin, dass nach Millar zwei innere Zellen die Mutterzellen der Spermatozoiden liefern, die, dann si mehrend, die übrigen verdrängen und die Spore len, während Pfeffer bei seinen Arten findet, d zuerst entstandenen Primordialzellen (des Antheri sich sämmtlich weiter theilen und endlich Bildung von Spermatozoiden aufgehen. Diese wurde mit den Angaben Millardet's übereinsti gefunden. Bei Isoëtes sind die Spermatozoide und dünn an beiden Enden sich verdünnen beiderseits in einen Pinsel dünner, langer Cilie spalten; bei Selaginella sind sie kürzer, hinte nach vorn fein ausgezogen und dort in zwei lange Cilien zertheilt; im vollständig entwickelt stand sind die Spermatozoiden gestreckt sc oder kurz spiralig zusammengerollt. — Ihre stehung in den Mutterzellen ist in beiden Ga die gleiche und stimmt im Wesentlichen mit d den Farnen überein. Ein Zellkern ist zur Z Anlage des Spermatozoids nicht vorhanden; der der Zelle ist vollkommen homogen: das Sperm entsteht aus einer glänzenden, kaum gran Protoplasmamasse, welche eine Vacuole umsc indem sich die Cilien des einen Endes zuerst der schraubige Körper durch eine Art Spaltu Protoplasmas von vorn nach hinten fortschreite differenzirt; nach seiner Entstehung ist das Spermatozoid um die centrale spiralig herumgelegt; diese letztere, von einem feinem Häutchen umgeben, nicht selten am Hinterende des ausgeschlüpften Spermatozoids hängen un von diesem mit fortgeführt. — Die Bewegung dauert bei denen von nicht länger als fünf Minuten, bei Selaginella $1/2$—$3/4$ Stunde. — Vom der Keimung bis zur vollständigen Entwickelung der Samenfäden sind bei ungefähr drei Wochen, dieselbe Zeit ist bei Selaginella von der Sporen an gerechnet nöthig.

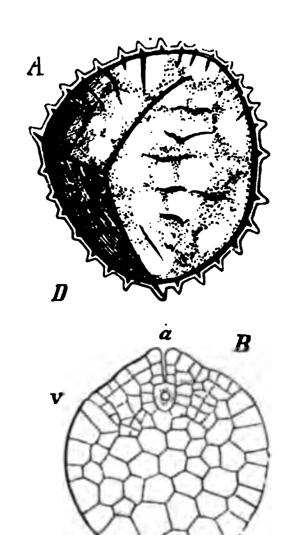
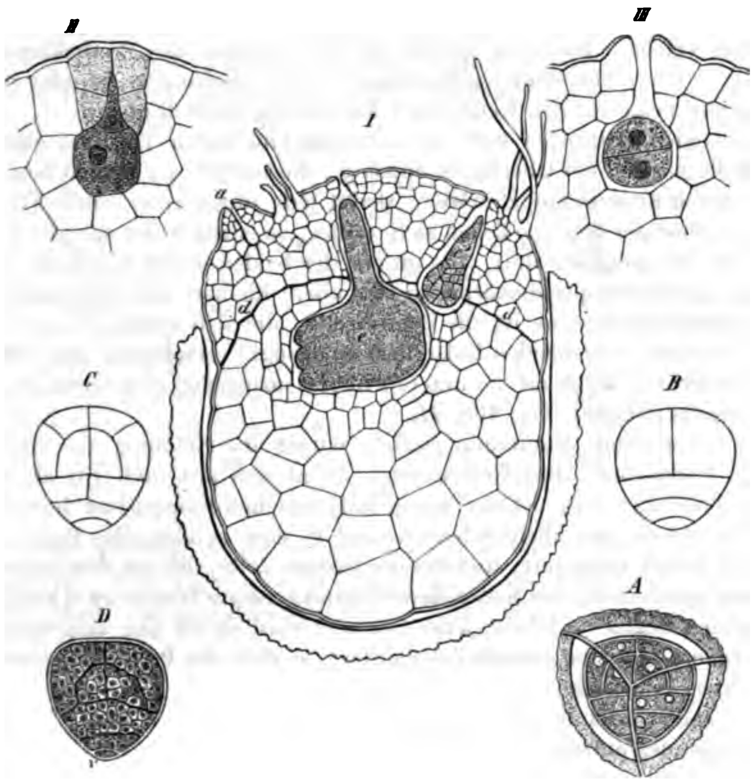


Fig. 302. Isoëtes lacustris nach Hofmeister: *A* Macrospore zwei Wochen nach der Aussaat, in Glycerin durchsichtig gemacht (60); *B* Längsschnitt des Prothalliums, vier Wochen nach der Aussaat, *a* Archegonium (40).

Die **Macrosporen** erzeugen das weibliche Prothallium; in noch h Grade, als bei den Rhizocarpeen ist dieses ein endogenes Gebilde; es z dieser Hinsicht und in der Art seiner Entwickelung eine noch grössere Ae mit dem den Embrysack der Gymnospermen und selbst der Angios

illenden Gewebe. — Bei Isoëtes beginnt wenige Wochen nach dem Freiwerden
Macrosporen aus dem verwesenden Macrosporangium der Innenraum mit
lgewebe sich zu füllen, dessen Zellen anfangs noch sämmtlich nackt (hautlos)
d; erst wenn das ganze Endospor mit ihnen erfüllt ist, erscheinen sie durch
te Häute begrenzt (Fig. 302). Unterdessen verdickt sich die Haut des Endo-
oriums, differenzirt sich in Schichten und nimmt feinkörniges Aussehen an,
scheinungen, die wie Hofmeister hervorhebt, in gleicher Weise am Embryosack
r Coniferen hervortreten. Indem nun das kugelige Prothallium aufschwillt,



. 303. Keimung von Selaginella nach Pfeffer. *I—III* S. Martensii, *A—D* S. caulescens. — *I* Längsschnitt einer Prothallium und Endosperm gefüllten Macrospore (*d* das Diaphragma), in welcher zwei Embryonen *e*, *e'* in lung begriffen sind. — *II* ein junges, noch nicht geöffnetes Archegonium; *III* ein Archegonium mit der befruch- n und einmal getheilten Eizelle. — *A* eine die Theilungen des Endospors zeigende Microspore, *B*, *C* verschiedene Ansichten dieser Theilungen; *D* die Mutterzellen der Spermatozoiden im fertigen Antheridium.

ringen die drei zusammenstossenden Kanten des Exosporiums der Länge nach
f und lassen so einen dreistrahligen Spalt entstehen, an welchem das Prothal-
m nur noch von der Endosporiumhaut überzogen ist; auch diese »blättert sich
«, erweicht und lässt endlich die entsprechenden Partieen des Psothalliums zu
ge treten. Auf dem Scheitel desselben erscheint das erste Archegonium, wird
ses nicht befruchtet, so können noch mehrere andere seitlich gelegen sich bil-
n. — Bei den Selaginellen findet man schon zu der Zeit, wo die Macrosporen
h im Sporangium liegen, die Scheitelregion jener mit einem kleinzelligen

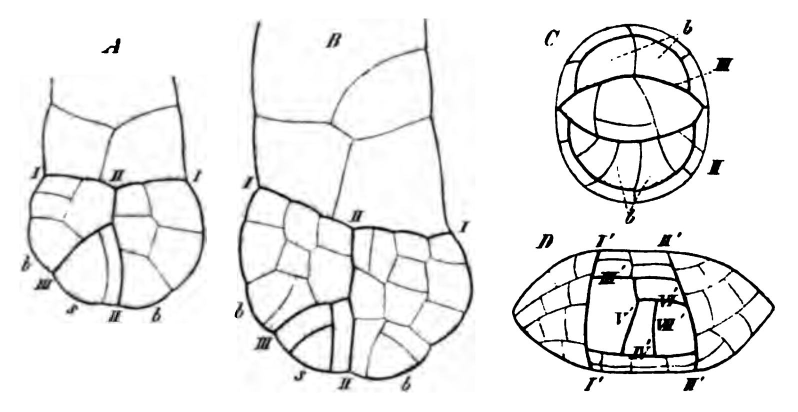
meniskenförmigen Gewebe ausgekleidet, welches wahrscheinlich während des Heranreifens der Spore durch Zerfallen einer Protoplasmaanhäufung entsteht. Dieses Gewebe erzeugt später die Archegonien und ist also das eigentliche Prothallium; einige Wochen nach der Aussaat aber beginnt unterhalb desselben im Sporenraum die Bildung freier Zellen, welche endlich den ganzen Raum erfüllen und zu einem grosszelligen Gewebe zusammenschliessen, welches Pfeffer, gestützt auf Erwägungen, denen auch ich mich anschliesse, mit dem Endosperm der Angiospermen vergleicht und dem entsprechend auch Endosperm nennt. Zur Zeit der Befruchtung und Embryobildung enthalten demnach die Macrosporen der Selaginellen ein Prothallium und gleichzeitig Endosperm. — Die Bildung der Archegonien beginnt schon vor dem Aufreissen des Exospors, welches hier ähnlich wie bei Isoëtes erfolgt. Das erste nimmt auf dem Scheitel des Prothalliums seinen Ursprung, andere entstehen, gleichgiltig ob dieses befruchtet ist oder nicht, in centrifugaler Folge auf den freigelegten Theilen des Prothalliums.

Bei beiden Gattungen wird das Archegonium durch Theilung einer Oberflächenzelle parallel der Oberfläche angelegt; die äussere der beiden neuen Zellen zerfällt durch Kreuztheilung in vier, deren jede durch eine schiefe Theilung in zwei über einander liegende Zellen sich spaltet; so entsteht der aus vier zweigliederigen Reihen gebildete Hals. Die untere der beiden ersten Zellen ist die Centralzelle, deren Protoplasmakörper in eine obere kleinere und eine untere grosse Portion sich sondert; jene ist die Centralzelle, die sich zwischen die von unten her aus einander weichenden Halsreihen eindrängt, verschleimt und endlich den Hals durchbricht, während die untere Protoplasmaportion sich abrundet und die nackte Eizelle darstellt (Fig. 303, *II*).

Bei Lycopodium inundatum endlich wurde die Keimung der Sporen von De Bary beobachtet. Das Endosporium dehnt sich aus und tritt als ungefähr kugelige Blase aus dem tief dreilappig aufgerissenen Exosporium hervor; jenes theilt sich durch eine obere Scheidenwand in eine halbkugelige Basalzelle, die sich nicht weiter verändert, und in eine äussere Zelle, die als Scheitelzelle fortwachsend durch nach zwei Seiten abwechselnd geneigte Wände zwei kurze Reihen alternirender Segmente bildet; jedes Segment wird durch eine tangentiale Wand in eine innere und eine äussere Zelle zerlegt, so dass das Prothallium endlich aus vier kurzen, eine axile Reihe darstellenden Zellen besteht, die von zwei Reihen seitlicher Zellen, der Basal- und der Scheitelzelle umgeben sind. Weitere Entwickelungsstufen aufzufinden, gelang nicht, es ist daher noch unmöglich über die wahre Natur dieses Gebildes zu urtheilen.

2) Die sporenbildende Generation. Die Entstehung des Embryos ist nach dem oben Gesagten nur bei Isoëtes und Selaginella bekannt. Die erste Theilung der Eizelle weicht hier von der der Farne und Rhizocarpeen insofern ab, als sie quer zur Axe des Archegoniums erfolgt; nach Hofmeister wird nun bei Isoëtes jede der beiden Zellen so getheilt, dass vier Quadranten entstehen, deren Beziehung zur ersten Wurzel, dem ersten Blatt zum Stamm und Fuss des Embryos noch weiterer Aufklärung bedarf. — Die Embryobildung von Selaginella wurde neuerdings von Pfeffer ausführlich untersucht; aus der oberen Hälfte der Eizelle geht durch ansehnliche Längsstreckung der Embryoträger hervor, ein Gebilde, welches allen anderen Kryptogamen fehlt, bei den Phanerogamen aber allgemein vorkommt, 1 durch welches also die Selaginellen den Phanerogamen noch näher treten.

Embryoträger bleibt selten eine einfache Zelle, gewöhnlich treten einzelne oder ireiche Theilungen in seinem unteren Theile auf (Fig. 304 *A*, *B*...). Der bryo selbst entsteht aus der unteren Hälfte der Eizelle, die selbst als die pri-e Scheitelzelle des Stammes zu betrachten ist, und als deren erstes Segment Embryoträger zu gelten hat. Durch die Streckung des letzteren wird die mmutterzelle unter Compression und Resorption der betreffenden Zellen in das losperm hinabgeschoben, in welchem sich nun der Embryo, ähnlich wie bei i Phanerogamen, weiter entwickelt. — In der Keimmutterzelle werden unter-sen durch zwei schiefe Wände zwei Segmente abgeschnitten; aus jedem der-en geht ein Keimblatt und eine Längshälfte des hypocotylen Stammgliedes vor, aus dem älteren Segment nehmen ausserdem Fuss und Wurzel ihren Ur-ung. Zwischen beiden Segmenten liegt vorn die zweischneidig keilförmige eitelzelle des Stammes (Fig. 304 *A*, *B*). Indem die beiden Segmente unter



04. Embryobildung von Selaginella Martensii nach Pfeffer. — *A*, *B* unterer Theil des Embryoträgers mit den i mehrfach getheilten Segmenten und der Scheitelzelle *s* der Stammanlage; *b b* die ersten Blätter. — *C* Scheitel-lt des vorigen. — *D* die Scheitel allein, von oben gesehen, im Begriff zwei neue Scheitelzellen (rechts inks) zu bilden. — *I*, *II*, *III* die Hauptwände der primären Scheitelzelle; *I'*, *II'*, *III'*, *IV'*, *V'*, *VI'*, *VII'* die Längswände, durch welche die beiden neuen Scheitelzellen gebildet werden.

reichen Zelltheilungen in Gewebemassen übergehen, von denen sehr bald eine re als Procambium des axilen Stranges, eine peripherische als Dermatogen Periblem sich sondern, drängt sich seitlich unter dem ersten Blatte eine An-vellung hervor, welche den Fuss darstellt; durch seine Ausdehnung wird das gelglied nach der andern Seite (Seite des jüngeren Segments) hinübergedrückt, ass der Scheitel horizontal, später sogar aufwärts zu liegen kommt (Fig. 303 *I*), ass endlich bei der beginnenden Streckung des Embryos die Knospe mit ihren en Blättern, den Cotyledonen, aufrecht aus dem Scheiteltheil der Spore heraus-hst. Zwischen dem Fuss und dem Embryoträger bildet sich, ziemlich spät erste Wurzelanlage, eine Seitenwurzel, deren Scheitelzelle aus einer inneren ebezelle des älteren Segments entsteht, deren erste Wurzelkappe aber durch tung des darüber hinziehenden Dermatogens in zwei Schichten angelegt wird; späteren Wurzelkappen entstehen aus der Scheitelzelle der Wurzel selbst.

Es wurde früher erwähnt, dass bei Pteris und Salvinia die Lage der Schei-lle des fortwachsenden Stammes um 90° gegen die des Embryos gedreht ist. as Aehnliches geschieht bei Selaginella insofern, als hier die zwischen den

beiden ersten Blattanlagen liegende Scheitelzelle durch Wände so getheilt wird dass dadurch eine vierseitige keilförmige Scheitelzelle entsteht (Fig. 304, *C, D*) deren Segmente in decussirten Paaren auftreten. In dem 5. oder 6. Segment wird nun eine gegen die vierseitige Scheitelzelle convex gekrümmte Wand eine zweite vierseitige Scheitelzelle formirt, so dass eine die beiden Scheitelzellen durchschneidende Längsebene rechtwinkelig sich schneidet mit der gemeinsamen Mediane der ersten Blätter und der der ursprünglichen zweischneidigen Scheitelzelle. — Jede der beiden vierseitigen Scheitelzellen bildet nun einen Gabelspross, keine von beiden wächst in der Richtung des hypocotylen Gliedes fort; die Gabelung erfolgt also unmittelbar über den ersten Blättern oder den Cotyledonen. Die vierseitigen Scheitelzellen der beiden Sprossanlagen werden jedoch bald in zweiseitige, je zwei Segmentreihen bildende Scheitelzellen umgeformt [1]).

Die Anlage aller Organe und die Dichotomirung findet immer vor dem Hervortreten des Embryos aus der Spore statt.

Die äussere Gliederung ist bei den Lycopodiaceen von Gattung zu Gattung sehr verschieden, wenn man den Habitus der erwachsenen Pflanzen in Betracht zieht; doch stimmen sie in einigen Punkten von grossen morphologischen Werth überein; die Blätter, so verschieden sie auch sonst erscheinen, sind immer einfach, unverzweigt, nur von einem Fibrovalstrang durchzogen; die Verzweigung am Ende der Sprosse und Wurzeln ist immer dichotomisch und die consecutiven Dichotomieen erfolgen (abgesehen von älteren Zuständen der Selaginellen) in sich kreuzenden Ebenen. Die Wurzeln der Lycopodiaceen sind sogar die einzigen bekannten dichotomirenden Wurzeln im Pflanzenreich [2]). Die Verschiedenheit des Habitus beruht vorwiegend auf der relativen Grösse der Blätter und auf dem mehr oder minder raschen Längenwachsthum des Stammes. Das Extrem der einen Seite bietet in dieser Hinsicht die Gattung Isoëtes mit ihrem äusserst kurzen nicht verzweigten, kaum in die Länge, aber stark in die Breite wachsenden Stamme, ihren dichten Rosetten zahlreicher, langer, oft sehr langer Blätter und ihren zahlreichen Wurzeln; das andere Extrem findet sich bei Psilotum, wo der Stamm regelmässig dichotomirend, dünn bleibt, stark in die Länge wächst, aber nur äusserst kleine Blättchen und gar keine echten Wurzeln bildet. Bei den Selaginellen und Lycopodien sind die Blätter zwar nicht gross, aber doch kräftig ausgebildet und die häufig dichotomirenden Sprosse dicht belaubt, wiederholt und in acropetaler Folge bewurzelt. Sehr fremdartig steht neben diesen Gattungen Phylloglossum, ein kleines, nur wenige Centimeter hohes Pflänzchen Australiens, das aus einer kleinen Knolle einen Stengel treibt, das unten eine Rosette von wenigen, langen Blättern bildet und eine oder einige Seitenwurzeln erzeugt, dann als dünner Schaft verlängert oben eine kleinblättrige Sporangienähre trägt. Die Pflanze erneuert sich durch seitliche Adventivsprosse, die aus einer Knolle und einer blattlosen Knospenanlage bestehen, in dieser Hinsicht unseren einheimischen Orchideen ähnlich.

---

1) Die neuen zweischneidigen Scheitelzellen der Sprosse liegen der primären Scheitelzelle des Embryos parallel, ebenso die Scheitelzellen der folgenden Gabelsprosse; die zweite und folgenden Dichotomirungsebenen kreuzen also die erste unter rechtem Winkel; doch nur der Anlage nach, denn durch eine Drehung der ersten Gabelsprosse kommen ihre Dichotomien in dieselbe Lage wie die erste.

2) Doch sollen nach Reinke manche Nebenwurzeln der Cycadeen sich gabeln.

Der Stamm ist bei Isoëtes, wie schon erwähnt, durch sein ausserordentlich eringes Längenwachsthum ausgezeichnet, womit hier wie auch sonst in ähnlichen ällen [1]) der Mangel an Verzweigung zusammenhängt; Internodien werden gar icht gebildet, die breit inserirten Blätter bilden eine dichte Rosette, ohne irgend ine freie Oberfläche des Stammes wischen sich übrig zu lassen. Die nit den Blättern besetzte obere tegion des Stammes ist in Form ines flachen Trichters nach der litte, dem Scheitel, hineingesenkt Fig. 305). Das beträchtliche auernde Dickenwachsthum, wourch sich der Stamm der Isoëten on dem aller anderen Kryptogamen nterscheidet, wird durch eine im mern liegende, die centrale Gessgruppe umgebende Meristemchicht bewirkt, die nach aussen in beständig neue Parenchymlagen rzeugt; es geschieht dies vorwieend nach zwei oder drei Richtunen des Querschnitts, so dass zwei ler drei hervortretende, von aussen ngsam absterbende Gewebemasn entstehen, zwischen denen enso viele, auf der Unterseite des ammes zusammentreffende tiefe irchen liegen. Aus diesen treten die in acropetaler Ordnung erzeugten zahlichen Wurzeln reihenweise hervor.

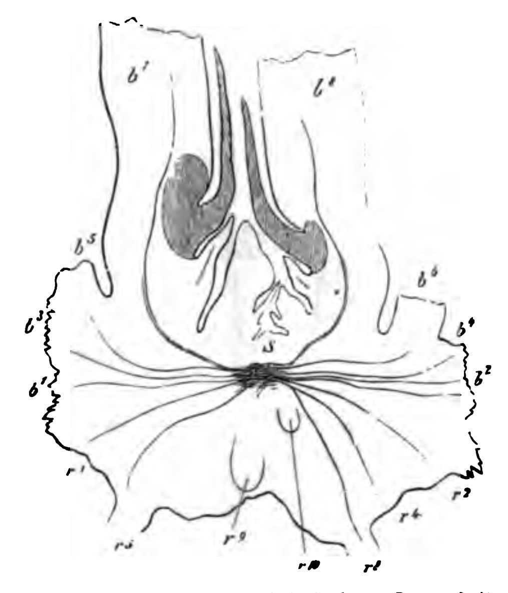


Fig. 305. Isoëtes lacustris nach Hofmeister: Längsschnitt rechtwinkelig zur Stammfurche, 10 Monate alt. *S* Stamm, b^1 bis b^6 Blätter, r^1 bis r^{10} Wurzeln (30). Die Lingula der zwei entwickelten Blätter ist schraffirt.

Bei den Selaginellen, Lycopodien, Tmesipteris und Psilotum bleibt der Stamm inn, verlängert sich aber rasch unter häufig wiederholten Dichotomieen und bilt deutliche Internodien. Das Stammende erhebt sich bei Selaginella als schlanker gel über die jüngsten Blätter, bei Lycopodium ist es stumpf, flach. — Die Gabelte der Dichotomieen wachsen bei Psilotum und oft auch bei den Lycopodien mit eicher Stärke fort, bei letzteren aber und den Selaginellen bilden sich einzelne ibeläste zu Hauptstämmen oder Hauptästen aus, die entweder als Rhizome fortiechen oder als Stämme aufsteigen; bei den Selaginellen herrscht die Neigung zu mpodialer, wickelartiger Ausbildung der dichotomischen Verzweigungssysteme r, die nicht selten dahin führt, dass reichgegliederte Sprossensysteme in einer ene bilateral entwickelt, einen bestimmten Umriss gewinnen und einem vielh gefiederten Blatt ähnlich werden. Ueberhaupt wird bei der geringen Grösse r Blätter dieser Gattungen der Gesammthabitus ganz vorwiegend von der Ausldung der Zweigsysteme bestimmt.

Die Blätter der Lycopodiaceen sind immer einfach, nicht verzweigt, nur n einem Gefässbündel durchzogen, oben in eine einfache Spitze auslaufend, die

1) Z. B. bei den Ophioglosseen und den kurzen, knollenförmigen Cacteen.

bei den Selaginellen und Lycopodien in eine feine Granne übergeht. — Die g Blätter finden sich bei den Isoëten, wo sie von 4 bis 60 Ctm. Länge erreich sind hier in einen basalen Theile, die Scheide, und einen oberen, die L gegliedert. Die Scheide ist nicht ganz stammumfassend, sie erhebt sich a sehr breiter Insertion, nach oben zugespitzt, ungefähr dreieckig; hinten ist die Scheide vorn concav und auf dieser Seite mit einer grossen Ve (Fovea) versehen, in welcher das Spor befestigt ist; der Rand dieser Grube erh in Form eines dünnen häutigen Ausw der bei vielen Arten sich über das Spor legt, dieses verhüllt (Velum). Oberha Fovea, von dieser durch den »Sattel« ge liegt ein kleines Grübchen, die foveola, unterer Rand eine Lippe (Labium) bildet rend aus der Tiefe derselben sich ein h Gebilde (die Ligula) erhebt, die ausserha Grube gewöhnlich aus herzförmiger Bas oben zugespitzt ist. (Fig. 306 *A*). Die phyllhaltige Lamina des Blattes, in wel Scheide oben übergeht, ist schmal und fast stielrund, vorn aber abgeflacht, u vier weiten Luftcanälen durchzogen, durch Querwände septirt sind. Diese zeigen die fruchtbaren Blätter aller Isoët entsteht jährlich eine Rosette derselben schen je zwei Jahrescyclen aber bildet s Cyclus unvollkommener Blätter, die be custris nur eine kleinere Lamina, bei den bewohnenden aber gar keine Lamina b und somit schuppenförmige Nieder (Phylladen) darstellen.

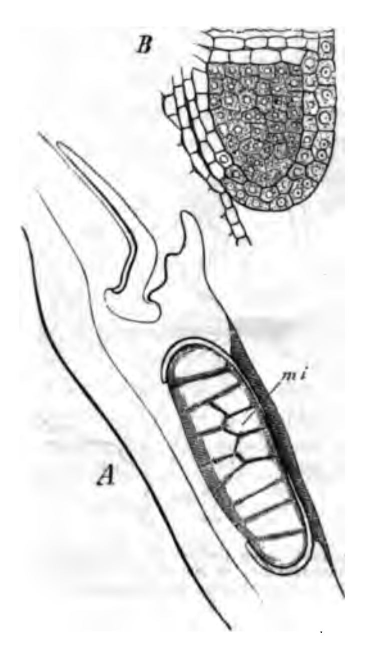


Fig. 306. Isoëtes lacustris nach Hofmeister. *A* Längsschnitt durch die Basis eines Blattes mit seinem Microsporangium *mi* (dieses noch unreif); *B* Längsschnitt des unteren Theils eines jungen Sporangiums (300).

Die Blätter der Selaginellen sind immer nur wenige Millimeter lan schmaler Insertion meist erst herzförmig verbreitert nach oben zugespitzt, bis lanzettförmig. Bei der Mehrzahl der Selaginellen sind die sterilen Blät zweierlei Grösse, die einen auf der Unterseite (Schattenseite) des schief a genden Stammes angeheftet (Unterblätter), sind viel grösser als die auf der seite oder Lichtseite stehenden (Fig. 307 *A*) Oberblätter. Ober- und Unter bilden immer vier Längsreihen (s. unten). Auf der Vorderseite über de entspringt auch hier eine Ligula, abwärts von welcher an den fertilen Blätte Sporangium steht. Die fertilen Blätter bilden eine vierkantige, gipfelständige sind unter sich gleich gross und meist etwas anders gestaltet als die s Laubblätter. Auffallender ist dieser Unterschied bei denjenigen Lycopodie ebenfalls eine gipfelständige Sporangienähre bilden, deren Blätter meist ge doch nicht grün, breiter und kürzer sind als die sterilen Laubblätter (Lyc. tum u. a.); bei anderen Lycopodien jedoch (L. Selago u. a.) sitzen die S gien in den Winkeln gewöhnlicher Laubblätter, ohne eine äusserlich ken Aehre zu bilden; die Form der Blätter ist hier übrigens eine wenn auch i

:, doch sehr verschiedene bei den verschiedenen Arten; nicht selten den der Coniferen ähnlich, in anderen Fällen breit; immer allseitig abstehend. ›tum sind die Blätter sämmtlich rudimentär, sehr klein, häutig, schuppen- ınen fehlt selbst das Gefässbündel; an den unterirdischen Sprossen dieser , die ein wurzelartiges Ansehen ge- (echte Wurzeln fehlen ganz, s. unten), Blattbildung noch mehr unterdrückt und an der Lagerung der Zellen in der Nähe ;etationspunkte zu erkennen. Die mit n verwandte Tmesipteris besitzt dagegen kräftige Blätter.

: Blattstellung ist theils spiralig, aarig decussirt. Spiralig sind die Ro- ›ei Isoëtes geordnet, nach den Diver- $^3/_8$, $^5/_{13}$, $^8/_{21}$, $^{13}/_{34}$; dabei werden die nzbrüche um so complicirter, je grösser ıl der jährlich gebildeten Blätter ist. ei den Lycopodien ist die Blattstellung häufig treten zahlreiche Orthostichen nicht selten bilden aber die Blätter iattung bei spiraliger Entstehungsfolge uirle, die als decussirte Paare (L. com- n) oder als alternirende mehrgliedrige ıuftreten, wie bei L. Selago, wo die te mit dreigliedrigen Scheinquirlen be- dann aber vier- endlich fünfgliedrige n. — Bei den Selaginellen mit vierreibig ›n Ober- und Unterrblättern bildet je r- und ein Unterblatt ein Paar, dessen aber mit der der benachbarten Paare ıt rechtwinkelig, sondern schief kreuzt, halten, welches an älteren Sprossen Kraussiana oft deutlich ohne Weiteres wird.



Fig. 307. Selaginella inaequalifolia: *A* fertiler Zweig ($^2/_1$), *B* Gipfel derselben im Längsschnitt, links Micro-, rechts Macrosporangien tragend.

s Scheitelwachsthum des Stammes wird bei Isoëtes, Selaginella und ı durch eine Scheitelzelle vermittelt. Die von Isoëtes lacustris ist nach ter zweischneidig, wenn der Stamm zwei Furchen besitzt, bei den drei- n Arten ist sie dreiseitig; bei jungen Pflanzen stehen dem entsprechend er im ersten Fall zweizeilig, im zweiten dreizeilig; später jedoch wird die lung complicirter, spiralig, was vielleicht darauf hinweist, dass am älteren die Hauptwände der Segmente in anodischer Richtung vorgreifen, ähnlich den Laubmoosen mit dreiseitiger Scheitelzelle und complicirter Divergenz tstellung. — Bei den Selaginellen mit vierreihig gestellten Blättern ist die telle des Stammes nach Pfeffer zweischneidig (Fig. 308 *A*, *B*). Die beiden ›reihen bilden hier einen hohen Vegetationskegel, an welchem die Blatt- ›rst tiefer abwärts, in der Höhe des vierten bis fünften Segments zum in kommen. Die beiden Schneiden der Scheitelzelle sind nach oben und

unten gerichtet (am schiefaufstrebenden Spross). Die Beziehung der Blätter zu den Segmenten ist noch nicht ganz ermittelt. Die beiden Blätter entspringen je eines schief unten, das andere schief oben (bei den Paaren nach rechts und links wechselnd bei schiefer Kreuzung der Paare) in der Art, dass sich je eine, etwa ein Viertel des Stammumfangs einnehmende Zone von Zellen vorwölbt, worauf in diesen Theilungen eintreten, die schief auf- und abwärts gerichtet sind; so ent-

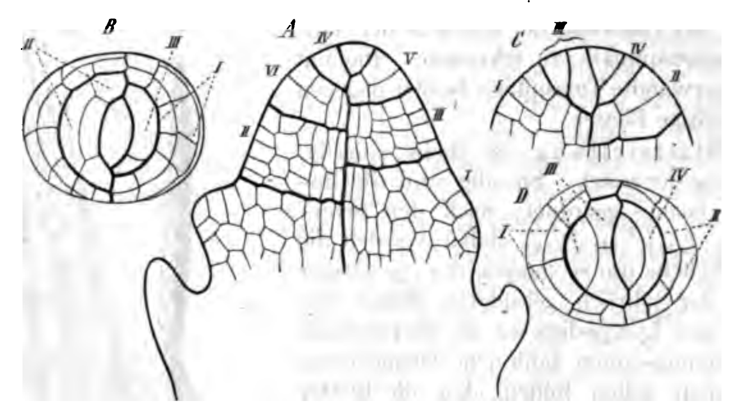


Fig. 308. Stammscheitel von Selaginella Martensii nach Pfeffer. — *A* Längsschnitt des Stammendes mit den jüngsten Blattanlagen. — *B* Stammscheitel von oben gesehen. — *C* Dichotomie der Scheitelzelle von der Seite. — *D* dasselbe von oben gesehen. — Die Hauptwände der Segmente sind durch dickere Striche bezeichnet, die Segmente seldst mit römischen Zahlen numerirt.

steht eine Scheitelzellreihe, durch welche das Blatt fortwächst (Fig. 308, *A*). — Die Dichotomie der Sprosse wird dadurch eingeleitet, dass in einem jüngsten Segment eine zweite, zweischneidige Scheitelzelle entsteht, in dem in ihm eine zur vorigen Scheidelzelle convexe Wand auftritt, welche unten die ältere Hauptwand schneidet (Fig. 308 *C*, *D*). Die beiden so angelegten Sprosse wachsen nach rechts und links von der bisherigen Wachsthumsrichtung; alle Dichotomieen erfolgen so, dass die Gabelungen sämmtlich in einer Ebene liegen.

Bei Psilotum triquetrum wurden von Nägeli und Leitgeb die wurzelähnlichen unterirdischen Sprosse betreffs ihres Scheitelwachsthums untersucht; sie fanden hier eine kleine, dreiseitige Scheitelzelle, deren Theilungen aber (wie bei Polytrichum und Sphagnum) in anodischer Richtum vorgreifen, also drei schraubig geordnete Segmentreihen erzeugen.

Bei Lycopodium clavatum endlich glaubten dieselben Forscher eine kleine Scheitelzelle zu erkennen, von der es aber ungewiss blieb, ob sie zweischneidig oder vierkantig ist. Dagegen findet Pfeffer[1] weder bei L. clavatum noch bei annotinum und chamaecyparissus eine Scheitelzelle, ebenso vermisste sie Cramer bei L. Selago. Die Dichotomie beginnt hier damit, dass auf dem flachen Scheitel des Sprosses zwei Papillen von kleinzelligem Gewebe sich erheben, die nun rasch zu den beiden Gabelsprossen auswachsen.

Die später abfallenden Brutknospen oder Bulbillen von Lycopodium Selago sind wahrscheinlich Erzeugnisse der Blätter, nicht des Stammes; sie stehen

1) Nach brieflicher Mittheilung.

:heinbar axillär; aus Cramer's Beschreibung und Abbildung scheint aber hervorugehen, dass sie dem Basaltheil des betreffenden Blattes selbst entspringen, ;enigstens weist darauf der Umstand hin, dass die Gefässbündel der Adventiv-.nospe nicht aus dem des Stammes, sondern aus dem des Blattes entspringen.)er weitere Umstand, dass sich an den ersten Blättern eines Jahrestriebes (der lahre lang, ohne zu dichotomiren, fortwachsen kann) Sporangien, an den späteren Bulbillen entwickeln, scheint ferner die Annahme zu rechtfertigen, dass diese letzteren morphologisch denselben Ort einnehmen wie Sporangien, die bei Lycopodium unzweifelhaft blattbürtig und nicht axillär sind.

Die Wurzeln der Lycopodiaceen zeigen sehr merkwürdige morphologische Verhältnisse: es sind die einzigen bis jetzt bekannten Wurzeln, deren Verzweigung eine (anscheinend oder wirklich) gabelige ist; die successiven Gabelungen liegen in sich kreuzenden Ebenen; eine zweite Merkwürdigkeit sind die Wurzelträger der Selaginellen und die wurzelähnlichen Sprosse von Psilotum. Alle diese Verhältnisse sind von Nägeli und Leitgeb (l. c.) untersucht.

Psilotum triquetrum ist ein völlig wurzelloser Strauch, der aber zahlreiche unterirdische Sprosse bildet, welche den Dienst der Wurzeln versehen und diesen ungemein ähnlich sind. An den der Bodenoberfläche näher hinziehenden Rhizomsprossen bemerkt man mit der Lupe winzig kleine Blätter von weisslicher Farbe und pfriemlicher Gestalt; die tiefer liegenden, wurzelähnlichen Sprosse haben ein stumpferes Ende und lassen auch mit der Lupe keine Spur von Blättern erkennen; während bei jenen der anatomische Bau noch dem der echten Stammaxen dieser Pflanze entspricht, sind bei den letztgenannten die Gefässstränge, wie bei echten Wurzeln, in eine axile Gruppe vereinigt. Die noch mit sichtbaren Blattrudimenten versehenen Sprosse können sich aufwärts wenden, ergrünen und in gewöhnliche Laubsprosse sich umwandeln, die wurzelähnlichen Triebe, die sonst dünner sind, können sich ebenfalls aufwärts wenden, dabei dicker werden und das Ansehen gewöhnlicher, oberflächlicher Rhizomsprosse annehmen. In diesem Punkte also unterscheiden sie sich schon von echten Wurzeln, noch mehr aber durch den Mangel einer Wurzelhaube; sie endigen in einer Scheitelzelle, die nach verschiedenen Richtungen hin alternirend schiefe Segmente bildet. Das Wichtigste aber ist, dass diese Sprosse wirklich Blattanlagen besitzen, diese bestehen aber nur aus wenigen Zellen, die nicht über die Oberfläche hervorragen, sondern im Gewebe versteckt bleiben. Man erkennt sie am besten im Längsschnitt, wo sie aus einer Scheitelzelle und aus zwei bis fünf Zellen in der charakteristischen Anordnung der Blätter bestehen. Solche wenigzellige Blattanlagen kommen auch an den gewöhnlichen Rhizomsprossen vor, wo sie sich aber weiter entwickeln, zumal wenn das Sprossende über den Boden hervortritt. Die wurzelähnlichen Sprosse verzweigen sich wie die gewöhnlichen, es wird aus einer der Scheitelzelle zunächst liegenden Zelle durch eine schiefe Wand eine Zelle abgeschnitten, welche der Anfang des neuen Sprosses ist. Die Arten der Gattung Selaginella besitzen sämmtlich echte Wurzeln, bei einigen Arten aber, zu denen S. Martensii und Kraussiana gehören, entstehen diese an einem Gebilde, welches Nägeli Wurzelträger nennt, und dem die Wurzelhaube noch fehlt. Bei S. Kraussiana entspringen die Wurzelträger auf der Oberseite des Stengels ziemlich genau am Grunde des schwächeren Gabelzweiges jeder Dichotomie, wenden sich bogenförmig herum und wachsen dann abwärts; nur ausnahmsweise entspringen hier zwei dieser

Organe neben einander; S. Martensii dagegen bildet an jeder Gabelung der Anlag noch zwei Wurzelträger, einen auf der Ober- und einen auf der Unterseite (gekreuzt mit der Ebene der Dichotomie), aber meist nur der letztere entwickelt sich weiter, während der obere gewöhnlich als kleiner Höcker verharrt. Die Wurzelträger entstehen sehr nahe am Vegetationspunkt, wahrscheinlich sogar gleichzeitig mit den Gabelästen und sind (abweichend von den Wurzeln) exogene Gebilde, welche in der Jugend eine deutliche, wahrscheinlich zweischneidige Scheitelzelle besitzen, die aber bald aufhört Segmente zu bilden, worauf das weitere Wachsthum durch intercalare Theilungen der Segmente und Streckung der daraus hervorgehenden Gewebezellen bewirkt wird. Nach dem Aufhören des Scheitelwachsthums schwillt das Ende des noch sehr kurzen Wurzelträgers kugelig an, seine Zellen verdicken sich, und im Inneren der Anschwellung entstehen bereits die ersten Anlagen echter Wurzeln, die aber erst dann hervorbrechen, wenn der Wurzelträger durch das intercalare Wachsthum soweit verlängert ist, dass sein angeschwollenes Ende in den Boden eindringt; die Zellen des letzteren desorganisiren sich, verfliessen in einen homogenen Schleim, aus welchem nun die echten Wurzeln in den Boden hineinwachsen. Die Wurzelträger können sich, wie Pfeffer gezeigt hat (bei L. Martensii, inaequalifolia und laevigata) oft in echte, belaubte Sprosse umwandeln, die anfangs zwar einige Abnormitäten an den ersten Blättern erkennen lassen, später aber wie normale Sprosse fortwachsen und selbst Sporangienstände bilden.

Bei Selaginella Kraussiana, cuspidata u. a. sind keine Wurzelträger vorhanden; hier entspringen an den dem Boden nächsten Gabelungsstellen des Stengels unmittelbar Wurzeln, die gleich den Wurzelträgern von S. Martensii sich gabeln, noch bevor sie den Boden erreichen; auch diese Wurzeln werden sehr früh, doch nahe am Vegetationspunkt, wahrscheinlich gleichzeitig mit den Gabelästen des Stengels angelegt. — Diese unmittelbar aus dem Stengel sowohl als die aus den Wurzelträgern entspringenden Wurzeln verzweigen sich dichotomisch, und zwar so, dass die auf einander folgenden Gabelungen sich kreuzen. Die Verzweigungen der Wurzeln folgen sehr rasch auf einander, sie erscheinen am Ende der Mutterwurzel dicht gedrängt; die Scheitelzelle ist schwer zur Anschauung zu bringen, aber wahrscheinlich gleich der des Stengels und des Wurzelträgers zweischneidig; sie hört bald auf, Segmente zu bilden, die Verlängerung jedes Gabelzweiges der Wurzel wird daher fast ausschliesslich durch intercalares Wachsthum bewirkt. — Aehnlich verhalten sich die aus den Stammfurchen von Isoëtes hervorbrechenden Wurzeln, die sich drei bis viermal in gekreuzten Ebenen dichotomiren, und an denen Nägeli und Leitgeb eine durch Grösse und Form ausgezeichnete Scheitelzelle nicht fanden, obgleich sie das Vorhandensein einer zweischneidigen Scheitelzelle für wahrscheinlich halten. — Bei Lycopodium clavatum entspringen die Wurzeln aus der Unterseite des kriechenden Stammes ohne bestimmte Regel; sie gabeln sich, wenn sie 3—4 Centim. lang geworden sind, und wahrscheinlich immer erst, wenn sie den Boden berühren; ihre Theilungsebene steht (wie bei Sel. cuspidata und laevigata) rechtwinklig zur Längsaxe des Stammes (bei Isoëtes ist die erste Theilung dagegen parallel zur Stammaxe); die folgenden Verzweigungen der beiden ersten Gabeläste sind entweder auch gabelig oder sympodial der Art, dass die wirklichen oder scheinbaren Seitenzweige entweder in decussirten Paaren oder einzeln nach $1/2$ oder ein $1/4$ Divergenz vertheilt erscheinen; die Stellung dieser

eitenwurzeln auf den Verlauf der Fibrovasalstränge der Mutterwurzel zurückzuhren gelang nicht. Diess zusammen mit dem Umstand, dass die jungen Verweigungen in grosser Zahl am Ende einer Mutterwurzel dicht gedrängt sind, cheint die Annahme einer monopodialen Verzweigung auszuschliessen, und jedenlls ist das Verhalten dem der Selaginellen und von Isoëtes ähnlicher. Ausserhalb es Bodens sind diese Wurzeln lebhaft grün gefärbt. Die Existenz einer Scheitelelle ist bei ihnen schwer nachzuweisen, doch schliessen die genannten Forscher, ass eine solche vorhanden ist, welche die Form einer vierseitigen Pyramide besitzt, eren Segmentirung dann Einfluss auf die eigenthümliche Stellung der Wurzelweige nehmen könnte.

Die Sporangien zeigen bei den verschiedenen Gattungen der Lycopodiaeen beträchtliche Verschiedenheiten sowohl in der Stellung am fertilen Spross, ls auch in ihrer Entwickelung und fertigen Form. Darin aber stimmen sie sämmtich überein, dass je ein Sporangium in einem Blattwinkel einzeln gebildet wird nd durch ihre beträchtliche Grösse sind sie vor denen aller anderen Kryptogamen usgezeichnet.

Die Sporangien von Isoëtes sitzen ungestielt in der Fovea der Blattscheide, er sie mit ihrer Rückenlinie angeheftet sind (Fig. 306 *A*). Hier sind sie unweifelt Erzeugnisse der Blätter. Die äusseren Blätter der fertilen Rosette erzeuen nur Macrosporangien, die inneren nur Microsporangien; jene enthalten eine rosse Zahl von Macrosporen. Beiderlei Sporangien sind durch von der Bauchur Rückenseite hinübergespannte Gewebefäden (Trabeculae) unvollständig geichert. Sie springen nicht auf, sondern die Sporen werden durch Verwesung Vand frei.

Bei Selaginella sind die Sporangien kurz gestielte rundliche Kapseln, deren rsprung aus der Blattbasis oder aus dem Stamme selbst noch streitig, vielleicht gar von Art zu Art wechselnd ist. Die Macrosporangien enthalten meist 4, lten 2 oder 8 Macrosporen. Bei der Abtheilung der Articulaten bildet nur das nterste Sporangium einer Aehre grosse Sporen, sonst mehrere.

Die anderen Gattungen haben, wie erwähnt, nur eine Art von Sporangien, ren Inhalt bei Lycopodium mehr Aehnlichkeit mit den Microsporen von Selagilla, bei Psilotum mit denen der Isoëten besitzt. Ihren Ursprung nehmen die orangien bei Lycopodium aus dem Blatte selbst; sie sind hier, wie bei Selagilla einfächerig, springen über den Scheitel oder an der Vorderfläche zweiklappig f. — Bei Psilotum werden die Sporangien als dreifächerig und in der Axel eines veitheiligen Blattes sitzend beschrieben; nach Juranyi's neuen Untersuchungen heint es jedoch, als ob hier drei Sporangien um das Ende eines kurzen Zweiges ssen, der zugleich unterhalb, aussen zwei Blättchen bildet. Bei Tmesipteris sitzt s langgezogene Sporangium auf einem Stiel (Spross?), der rechts und links von zwei Blätter trägt.

Die Entwickelungsgeschichte der Sporangien ist noch vielfach unvollständig; rvorzuheben ist im Voraus, dass Hofmeister auch bei den Lycopodiaceen das orangium selbst aus einer einzigen Zelle des Blattes oder Stengels entstehen st, und dass er auch die Entstehung der Sporen bei Selaginella auf eine einzige mutterzelle, eine Centralzelle im Sporangium zurückführt. Nach dem, was über copodium und Psilotum bekannt, ist das Erste jedoch wenigstens nicht allge-

mein, Letzteres aber wird von Russow, und wie ich glaube mit Recht, in Abrede gestellt.

Bei Isoëtes werden nach Hofmeister die Sporangien schon in frühester Jugend der Blätter an diesen angelegt; eine einzige Zelle erzeugt den Gewebekörper, dessen zwei äussere Zellschichten (Fig. 306 *B*) zur Wandung des Sporangiums werden, während querlaufende Stränge von Zellen die Trabeculae bilden. Die zwischen letzteren liegenden zahlreichen Zellen, bleiben noch im Gewebeverband, vermehren sich und bilden die Mutterzellen der Sporen; sie isoliren sich endlich und runden sich ab. Die Bildung der Sporen wird durch eine wiederholte Zweitheilung derselben in sich kreuzenden Ebenen bewirkt.

Bei Selaginella entspringt das Sporangium nach Hofmeister aus einer Mutterzelle, welche dem Stammumfang angehört. Spätere Zustände zeigen das Sporangium in der Blattaxel oder selbst der Basis des Blattes eingefügt; so wie bei Isoëtes läuft auch hier der Fibrovasalstrang des Blattes unter dem Sporangium hin, ohne an dieses einen Zweig abzugeben (vergl. Psilotum unten). — In den jüngsten von mir beobachteten gelang es mir nicht, eine einzige Centralzelle zu erkennen, die man als Mutterzelle der Sporen deuten könnte; dagegen erkennt man in sehr jungen Sporangien eine Sonderung des Gewebes in eine centrale Gewebemasse und eine dreischichtige Wand; die Zellen jener isoliren sich bald und runden sich ab, und wenn es sich um Microsporangien handelt, so theilen sie sich sämmtlich,

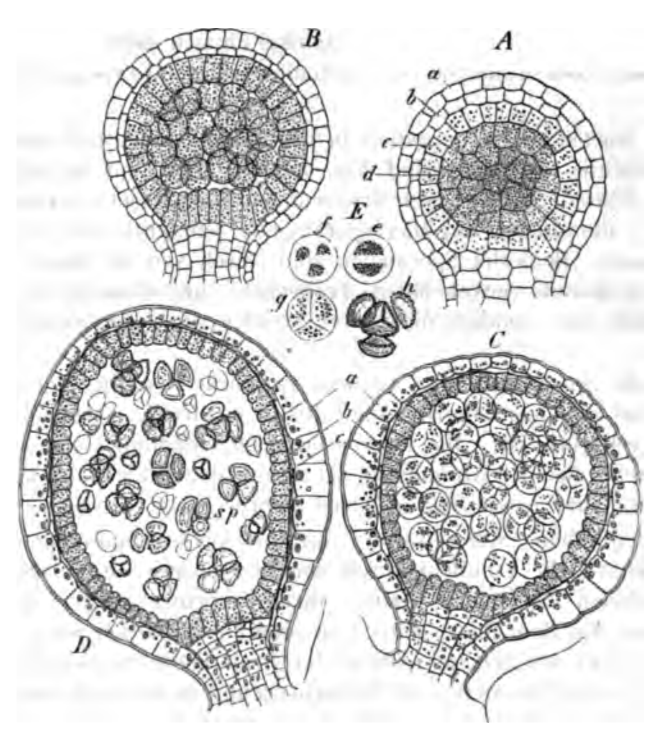
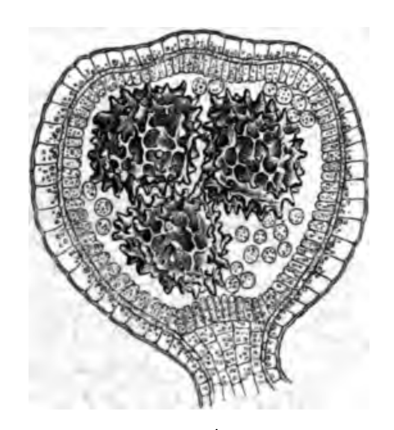


Fig. 309. Sporangien- und Sporenentwickelung von Selaginella inaequalifolio. Reihenfolge nach den Buchstaben *A*—*D*; *A*, *B* gilt für alle Sporangien, *C*, *D* für Microsporangien; *E* Theilung der Microsporenmutterzellen, *h* vier fast reife Sporen: in *A*, *C* und *D* ist *a*, *b*, *c* die dreischichtige Wand des Sporangiums, *d* die Urmutterzellen (*A*, *B*, *E* 300; *C*, *D* 200).

nach vorläufiger Andeutung einer Zweitheilung, (Fig. 309 *E*, *e*, *f*), in je vier tetraëdrisch geordnete Sporen, die bis zur Reife diese Anordnung behalten (Fig. 309 *g*, *h*). In den Macrosporangien dagegen wächst eine jener Mutterzellen stärker, theilt sich und erzeugt die vier Macrosporen, während alle übrigen Mutterzellen ungetheilt bleiben, sich aber (wenigstens bei Sel. inaequalifolia) noch lange Zeit neben den mächtig heranwachsenden Macrosporen erhalten; auch diese bleiben

s zum Ausfallen in ihrer durch die Theilung der Mutterzelle gegebenen Lage, ach den Ecken eines Tetraëders geordnet. Sehr häufig findet man krankhafte acrosporen in sonst normalen Sporangienähren. — Die drei Zellschichten der porangienwand erhalten sich bis zur Sporenreife, während die inneren Schichten ei den Farnen bekanntlich während der Sporenbildung zerstört worden.

Die jüngsten Sporangiumanlagen, welche ich bei Lycopodium Chamaecypa-issus auffinden konnte, die ich aber zahlreich sah, erscheinen als breite, anfangs ehr flache Protuberanzen der Oberseite des jungen Blattes, hier ganz bestimmt nicht der Axel oder dem Stamme selbst angehörig; unter ihnen zieht der Fibrovasalstrang des Blattes hin. Es scheint, dass hier nicht eine einzelne Zelle der Oberfläche dem Sporan-gium den Ursprung giebt; in den jüngsten und selbst in älteren Zuständen, wo es be-reits als flacher Kugelabschnitt hervortritt, setzt sich die Epidermis des Blattes conti-nuirlich über das Sporangium hin fort, wo ie dessen Wandschicht darstellt; während enes sich immerfort weiter hervorwölbt, rfährt diese zahlreiche Theilungen senkrecht zur Oberfläche. Schon in den jüngsten Zu-ständen erkennt man unter der noch flachen Vorwölbung der Epidermis eine Gewebe-schicht, aus der sich, wenn die Protuberanz hervorwächst, eine kugelige, grosszellige Gewebegruppe bildet, die offenbar die Mutterzellen der Sporen erzeugt, indem sich ihre Zellen nach allen Richtungen heilen. So erscheinen die Verhältnisse auch dann noch, wenn das Sporangium bedeutend herangewachsen ist und im Radialschnitt fast kugelig erscheint; dann sieht man hin und wieder eine tangentiale Theilung in der Wandschicht, die im fertigen Zustand offenbar wenigstens zweischichtig ist. Aeltere Entwickelungs-zustände stehen mir nicht zu Gebote, denn das hier Mitgetheilte stützt sich auf einige in Glycerin aufbewahrte Längsschnitte durch sehr junge Aehren.


Fig. 309 b. Selaginella inaequalifolia, ein fast reifes Macrosporangium, die hinten liegende vierte Spore nicht mitgezeichnet (100).

Bei Psilotum erscheinen die kurzen Zweige, an denen die scheinbar drei-fächerigen Sporangien entstehen, als Papillen am Vegetationskegel, die nach Juranyi ebenso wie die vegetativen Zweige mit einer dreiseitigen Scheitelzelle versehen sind. Von dem Gefässbündel des Muttersprosses ausgehend verläuft ein solches in diese Papille, ohne jedoch deren mittlere Höhe zu überschreiten Die beiden kleinen Blättchen dieser fertilen Sprosse, die man früher für ein zweitheiliges Blatt hielt, entstehen gesondert an der Papille und verschmelzen erst später. — Die Papille selbst besteht noch in einem ziemlich späten Zustand aus gleichartigem Gewebe, welches sich, ähnlich wie bei den Antheren der Phanerogamen, in Wand-schichten und drei Gruppen von Sporenmutterzellen sondert; es entstehen so drei durch Längswände und eine axile Gewebemasse gesonderte Loculamente, die stark nach aussen protuberiren. Ich halte diese drei Loculamente für ebenso viele Sporangien, die um den Gipfeltheil des fertilen Sprosses, in welchem das axile Gefässbündel emporsteigt, entstehen.

Die systematische Eintheilung der Lycopodiaceen muss, bis man über die Keimung der übrigen Gattungen im Klaren ist, für provisorisch gelten; wie schon aus dem Bisherigen folgt, können sie einstweilen in zwei Gruppen eingetheilt werden:

A) Lycopodieen: mit einerlei Sporen.
Lycopodium, Tmesipteris, Phylloglossum, Psilotum.

B) Selaginelleen: mit zweierlei Sporen.
Selaginella, Isoëtes.

(Bemerkungen über Gewebebildung der Lycopodiaceen[1]).

Die im Stamm verlaufenden Fibrovasalstränge sind stammeigene, sie lassen sich im procambialen Zustand in das Stammende, bis dicht unter die Scheitelzelle und über die jüngsten Blätter hinauf verfolgen; so finde ich es bei Selaginella inaequalifolia und Martensii, soauch bei Lycopodium Chamaecyparissus, und nach Nägeli ist der Fibrovasalkörper von Psilotum ebenfalls stammeigen, denn die Blätter nehmen hier gar keine Stränge in sich auf (Nägeli, Beitr. p. 52). Geht man vom Stammende weiter abwärts, so findet man, dass die schon weiter vorgeschrittenen Blätter je einen procambialen Strang bilden, der sich an den des Stammes anlegt; an dem Winkel, wo sie zusammentreffen, beginnt die Bildung von Spiralgefässen, die im Stammstrang abwärts, in dem ausbiegenden Blattast aufwärts fortschreitet; der procambialen Anlage nach sind also die Fibrovasalstränge von Lycopodium und Selaginella stammeigene und blatteigene, aber die Bildung der ersten Spiralgefässe erfolgt so, als ob sie gemeinsame wären (vergl. Equisetum). Die ersten Spiralgefässe des Stammstranges entstehen nahe an dessen Kanten, von ihnen aus schreitet die Bildung der leiterförmig verdickten weiteren Gefässe auf dem Querschnitt des Stammstranges in centripetaler Richtung fort, es geschieht diess in verschiedener Art, je nach der Natur des Stammstranges. Sehr einfach ist derselbe bei Selaginella denticulata (Fig. 310 *A*), Kraussiana und S. Martensii; er ist hier im Querschnitt langelliptisch; die ersten engen Schraubengefässe entstehen ungefähr in den beiden Brennpunkten der Ellipse, von da aus bilden sich jederzeit zwei (alternirende) Reihen von viel weiteren leiterförmigen Gefässen, deren Ver-

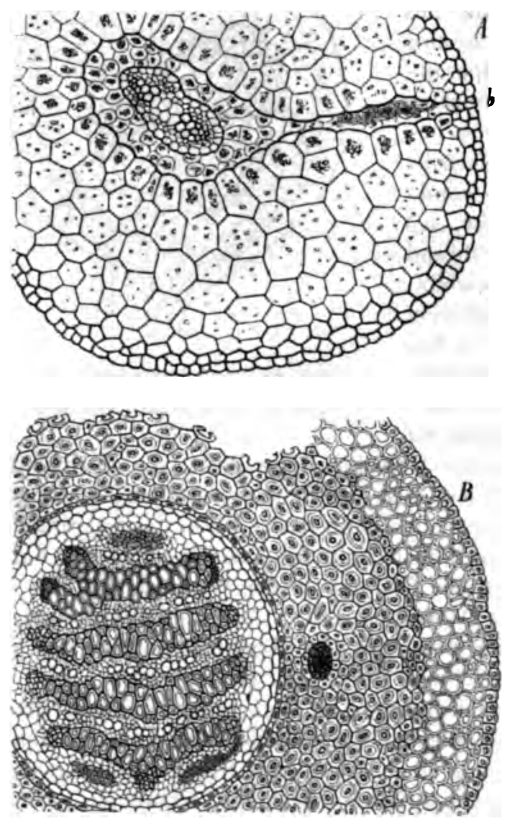


Fig. 310. *A* Querschnitt des Stammes von Selaginella denticulata, die mittleren Gefässe des Stranges noch nicht verholzt; *B* Querschnitt des Stammes von Lycopodium Chamaecyparissus (150).

[1]) Ueber die Ausbildung der Gewebe in den Wurzeln, besonders über die excentrische Lagerung der Fibrovasalstränge in denen von Isoëtes vergl. Nägeli und Leitgeb: Beitr. zur wissensch. Bot. 1867, Heft IV.

sehr langsam fortschreitet, bis innerhalb des Fibrovasalstranges eine bandförmige ihe von verholzten Gefässen liegt; die äusseren viel engeren gestreckten Zellen des verholzen nicht, sie sind das Phloëm, dessen äusserste peripherische Schicht aus eren Zellen besteht. Bei Selaginella inaequifolia (Fig. 311) liegen im Stamme drei alstränge neben einander in einer Reihe, jeder derselben gleicht dem einzelnen ler vorigen Arten. Bei Lycopodium Chamaecyparissus (Fig. 310 *B*) ist ein einziger brovasalkörper von beinahe kreisrundem Querschnitt im Stamm vorhanden; in ihm er parallele Querbänder von Xylem, deren jedes aus einer Doppelreihe von weiten ässen besseht, rechts und links an seiner Kante aber enge Schraubengefässe besitzt; ser Querbänder entspricht genau in allen Beziehungen dem Vasalkörper eines ein- stranges von Selaginalla; der ylindrische dicke Strang im von Lycopodium ist demnach schmelzung von vier Fibro- ngen; dem entsprechend ist nmte dicht verholzte Gewebe, die Zwischenräume der Ge- ge ausfüllt und dieselben im einhüllt, eine Verschmelzung nso vielen Phloëmschichten, efässstrang ist von seiner chicht eingehüllt; zwischen je rbändern von Xylem liegt da- Reihe von weiteren Zellen, die dem Längsschnitt als Sieb- u erkennen geben, ebenso ist reis des ganzen Phloëms von Zellen gebildet; es ist also lhaft, dass der dicke cylindri- ng von Lycopodium Chamae- ts aus mehreren parallelen alsträngen besteht[1]; denkt n die drei Stränge im Stamm aginella inaequalifolia dicht nander gelegt und seitlich ver- , so müssten sie ein ganz ähn- ld gewähren. Bei Lycopodium t ein ähnlicher axiler Strang n, aber die Gefässgruppen bil- nicht parallele Bänder, sondern mehr verwickelte Figuren im Querschnitt; im aber stimmen alle Verhältnisse mit Lycopodium Chamaecyparissus vollkommen (vergl. Cramer a. a. O.). Bei Lycopodium clavatum liegen zwei Querbänder von im Querschnitt des axilen Stranges, zwischen ihnen eine diametrale Reihe von Zellen (Siebröhren); die Gefässbänder biegen mit ihren Kanten auswärts, sind hufeisenförmig, aus der nach aussen gewendeten Concavität tritt eine Gefässgruppe n nach aussen vor; zwischen den drei Armen jedes Stranges liegt ebenfalls wieder eihe weiterer Zellen (Siebröhren) während alles übrige Phloëm, welches die Räume den Gefässsträngen erfüllt, aus sehr engen, gestreckten Zellen besteht. — Der ein- rovasalstrang von Selaginella gleicht in hohem Grade dem der Farne (z. B. Pteris

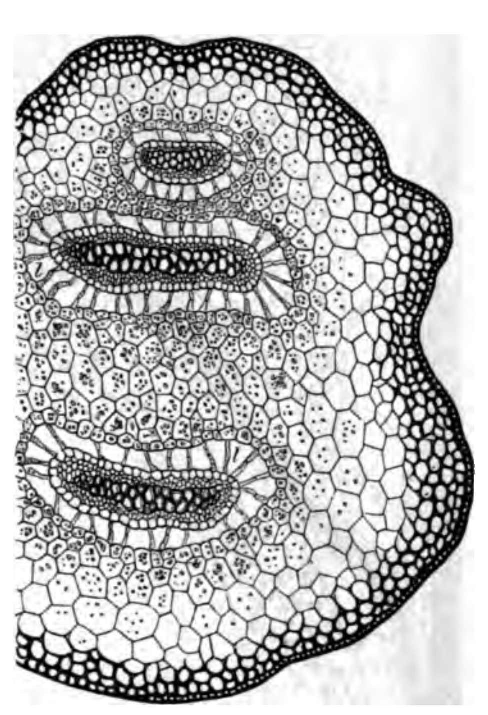


Fig. 311. Selaginella inaequalifolia, Querschnitt des Stammes (150).

[1] ne ähnliche Deutung würde auch der complicirte Fibrovasalkörper der dickeren n Lycopodium clavatum, wie ihn Nägeli und Leitgeb beschreiben, zulassen.

aquilina), wie schon Dippel hervorhob; diese Aehnlichkeit ist bei Lycopodium nu verwischt durch die seitliche Verschmelzung mehrerer ganzer Fibrovasalstränge [1].

In jedes Blatt biegt nur ein Strang aus, der als axiles Bündel den Mittelnerven l ginella und Lycopodium durchzieht und nach dem oben Gesagten sich mit der ä Kante eines Stammstranges vereinigt.

Bei den Selaginellen sind die Fibrovasalstränge von grossen luftführenden Räun geben, in denen querliegende Zellreihen, wie Strebepfeiler vom umgebenden Grunc aus zum Strang hinübe bei den Lycopodien fe ser Luftraum. Das gewebe beider Gattun steht aus axil gestreck len, die mit schiefer wänden prosenchymat einander greifen; bei nella sind die Wände die Lumina weit un Intercellularräume vorl bei Lycopodium sind d dungen des Grund meist stark verdickt, z der Umgebung des Stranges; bei Lyco Chamaecyparissus ist Verdickung der Wände ordentlich stark (Fig. 3

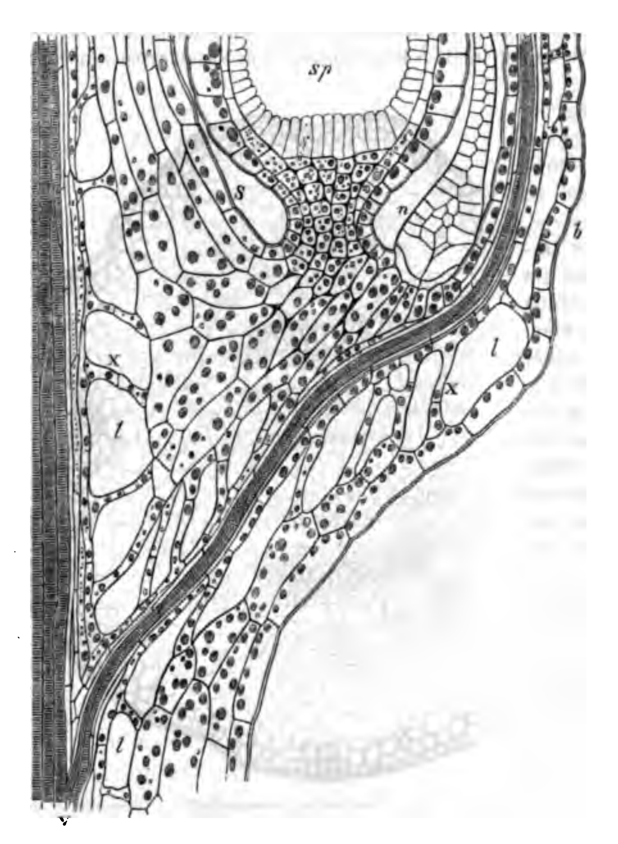


Fig. 312. Selaginella inaequalifolia: Längsschnitt durch die rechte Seite der Aehrenspindel *s*, der Blattbasis *b*, der Ligula *n* und des Sporangiums *sp*. *v* Vereinigungsstelle der Stränge des Stammes und des Blattes, *l* luftführende Intercellularräume, *x* querliegende Zellreihen in diesen (120).

Die Epidermis de mes besteht bei den Se len aus langen prosenc schen Zellen und bild Spaltöffnungen, die s der Unterseite der Blätt nur rechts und links v telnerven in einigen vorfinden (Fig. 46); a besteht sie aus chlo haltigen Zellen, deren wände zierlich gesc sind. Bei Lycopodium dagegen sind die gros wenig zahlreichen S nungen auf der ganzen seite des Blattes ve Das Chlorophyll in den Blattzellen von Selaginella bildet oft nur wenige, zuweilen n Klumpen von veränderlicher Form, den Blattrand nimmt bei dieser Gattung eine Re Zellen ein, die wie bei den Laubmoosen zahnartig oder haarähnlich auswachsen. —

Diesen kurzen Andeutungen sind noch einige Worte über Isoëtes beizufügen. D Stamm der erwachsenen Pflanze enthält einen axilen, kaum als Strang zu bezeich

1) Ich fand einen Stamm von Pteris aquilina, wo die zwei inneren stammeigenen seitlich mit einander so verschmolzen sind, dass sie einen Hohlcylinder bilden, der ein des parenchymatischen Grundgewebes als Mark einschliesst.

Xylemkörper, der aus kurzen, rundlichen, locker verbundenen Gefässzellen besteht, die schraubige oder netzartige Verdickungsbänder besitzen. Von hier aus ziehen die Fibrovasalstränge je einer in eines der zahlreichsten Blätter (Fig. 305) und in die Wurzeln. Trotz der naturgetreuen Beschreibung H. v. Mohl's (l. c.), der Angaben Hofmeister's und meiner eigenen Untersuchungen ist es noch nicht möglich, diesen sonderbaren Fibrovasalkörper mit dem der Lycopodien und Selaginellen morphologisch zu vergleichen. Gegen die Angabe aber, dass die ihn umgebende Gewebeschicht ein Cambium sei, dass dieses eine Aehnlichkeit mit dem Cambium der Dicotylen und Coniferen habe, ist einzuwenden, dass diese den Fibrovasalkörper umhüllende dicke Meristemschicht nach aussen hin ausschliesslich parenchymatisches Grundgewebe erzeugt, wodurch die jährlich absterbenden, sich bräunenden äusseren Parenchymmassen ersetzt werden; darin gleicht dieses Gewebe eher dem Verdickungsring der Dracaenen, der ebenfalls nach aussen hin neues Rindeparenchym, nach innen neue Fibrovasalstränge bildet; das echte Cambium der Dicotylen dagegen erzeugt sowohl nach aussen als nach innen fibrovasale Gebilde, nach aussen Phloëm, nach innen Xylem. Wahrscheinlich aber besitzt der Stamm von Isoëtes gar keinen eigenen Fibrovasalstrang; aus der Lagerung der Gefässzellen scheint vielmehr zu folgen, dass der axile Vasalkörper nur aus den unteren (inneren) Anfängen der Blattstränge besteht, die hier dicht zusammengedrängt sind; ebenso besteht der basale kuchenförmige Xylemkörper wohl nur aus den dicht gedrängten Anfängen der Wurzelstränge. Ist diese Ansicht richtig, so bietet die Classe der Lycopodiaceen zwei Extreme, das eine bei Psilotum, wo bei geringer Blattbildung gar keine Blattstränge (nach Nägeli) vorhanden sind, der gestreckte Stamm aber einen eigenen Fibrovasalstrang bildet, das andere bei Isoëtes, wo der kurze Stamm keinen Fibrovasalstrang erzeugt, und nur die mächtig entwickelten Blätter je einen solchen bilden. Die Structur der Blätter variirt, je nachdem die Isoëten submerse Wasserpflanzen, amphibische Sumpfpflanzen oder Trockenpflanzen sind; im ersten Falle sind die Blätter lang kegelförmig, von vier durch Querwände gekammerten Lufträumen durchzogen, in der Axe ein schwaches Gefässbündel, die Epidermis ohne Spaltöffnungen; im zweiten Falle ähnlich, aber mit Spaltöffnungen und hypodermalen Fasersträngen; im dritten Falle ist die Epidermis ebenfalls mit Spaltöffnungen versehen, die Basaltheile der abgestorbenen Blätter (Phyllopodien) bilden einen festen schwarzen Stachelpanzer um den Stamm.

Fünfte Gruppe.

Die Phanerogamen.

Der Generationswechsel versteckt sich bei den Phanerogamen in der Bildung s Samens, der, wenigstens der ursprünglichen Anlage nach, aus drei Theilen steht: 1) der Samenschale, die ein Theil der Mutterpflanze ist, 2) dem Endoerm[1], und 3) dem Ebryo, der durch die Befruchtung aus der Eizelle entsteht.

---

1) Die reifen Samen vieler Dicotylen enthalten nur desshalb kein Endosperm, weil dieses on vor der Samenreife von dem mächtig heranwachsenden Embryo aufgesogen und vergt wird, was bei den anderen erst nach der Samenruhe bei der Keimung (d. h. hier bei Entfaltung des Embryos) geschieht; in selteneren Fällen ist die Endospermbildung schon Anlage nach rudimentär.

Wir sahen schon bei den Gefässkryptogamen die aus der Spore unmittelbar entstehende sexuelle Generation, das Prothallium, den Charakter einer selbständigen Pflanze mehr und mehr verlieren; bei den Farnen, Equiseten und Ophioglosseen vegetirt es unabhängig von der Spore, oft lange Zeit; bei den Rhizocarpeen und Lycopodiaceen, wo männliche und weibliche Sporen gebildet werden, entsteht es im Innern der Spore; das weibliche Prothallium wird bei jenen noch aus dem Raum der Microspore hinausgedrängt, bleibt aber mit diesem verbunden, bei den Isoëten aber erfüllt es das Innere der Macrospore als eine Gewebemasse, welche die Sporenhaut nur zersprengt, um die Archegonien den Spermatozoiden zugänglich zu machen. Bei den Cycadeen und Coniferen geht diese Metamorphose nun noch einen Schritt weiter: das Prothallium [1], das hier als Endosperm bezeichnet wird, bleibt in der Macrospore, dem Embryosack, für immer eingeschlossen; es erzeugt vor der Befruchtung archegoniumähnliche Gebilde (die Corpuscula), in denen die Eizellen entstehen. Die Vorgänge im Embryosack der Mono- und Dicotylen dagegen scheinen sich den Zellbildungen in der Macrospore der Selaginellen näher anzuschliessen. Bei diesen entsteht ausser dem eigentlichen, die Archegonien erzeugenden Prothallium, wie wir sahen, später, durch freie Zellbildung, noch ein anderes Gewebe, welches den übrigen Raum der Macrospore erfüllt; diesem Gewebe nun scheint das, durch freie Zellbildung erst nach der Befruchtung entstehende Endosperm der Mono- und Dicotylen zu entsprechen, während das Prothallium (der Selaginellen) hier gar nicht mehr zur Ausbildung kommt, indem die Befruchtungszellen (»Keimbläschen«) unmittelbar aus dem Protoplasma des Embryosackes entstehen [2]. — Wenn demnach der Embryosack der Vertreter der Macrospore ist, so muss derjenige Theil der Sammknospe, in welchem der Embryosack entsteht (der Knospenkern) als ein Äquivalent des Macrosporangiums aufgefasst werden. So wie aber bei der Samenbildung der Mono- und Dicotylen gewisse Entwickelungsvorgänge (die Bildung der Archegonien oder Corpuscula) als nunmehr unwesentlich übersprungen werden und die Erzeugung der Eizelle dem Embryosack als dem Analogon der Macrospore unmittelbar zufällt, so ist auch die Entstehung des Embryosackes aus dem Gewebe des Knospenkerns der Samenknospe eine mehr unmittelbare; er entsteht ohne Weiteres durch Vergrösserung einer inneren Gewebezelle des Knospenkerns, der hier das Sporangium vertritt. Während sich aber auch bei den höchst entwickelten Kryptogamen die Macrospore noch aus dem Gewebeverband der Mutterpflanze ablöst und das Prothallium erst nach der Aussaat zur vollen Entwickelung bringt, so dass der Embryo immer getrennt von der Mutterpflanze entsteht: bleibt dagegen bei allen Phanerogamen der Embryosack (= Macrospore) in der Samenknospe, das Endosperm im Embryosack, der Embryo im Endosperm eingeschlossen. So entsteht das den Phanerogamen eigenthümliche Gebilde, der Same, dessen Schale, aus der Hülle der Samenknospe entstanden, das Endosperm sammt dem Embryo fest umhüllt. Das Ganze trennt sich, nachdem der Embryo eine gewisse (sehr

1) Die Analogie des Endosperms mit dem Prothallium der höheren Kryptogamen wurde zuerst von Hofmeister (Vergleichende Untersuchungen, 1851, am Schluss) nachgewiesen.

2) Vergl. Pfeffer in botan. Abhandl. herausgeg. von Hanstein. Heft IV, p. 24. — Als letztes, gelegentlich noch auftretendes Rudiment des echten Prothalliums darf man wahrscheinlich die »Antipoden der Keimbläschen« im Embryosack der Angiospermen betrachten, als Rudiment der Canalzelle den zuweilen vorkommenden Fadenapparat der Keimbläschen

riable) Ausbildung erreicht hat, von der Mutterpflanze ab. Die Keimung besteht rin, dass der Embryo auf Kosten des Endosperms sich weiter entwickelt.

Vergleicht man andrerseits die Microsporen der Selaginellen und Isoëten mit n Pollenkörnern der Phanerogamen, so zeigt sich auch hier wieder eine Reihe n Analogieen, welche durch die Gymnospermen vermittelt und verständlich geacht werden. Das männliche Prothallium und Antheridium wird dort, wie illardet und Pfeffer gezeigt haben, durch einige Zelltheilungen angedeutet, die noch vereinfachter Weise auch im Pollenkorn der Gymnospermen wieder zu kennen sind, bei den Angiospermen aber nicht mehr auftreten. So wie die icrosporen enthalten auch die Pollenkörner das männliche, befruchtende Princip, elches, in die Eizelle übertretend, diese zur Bildung des Embryos veranlasst. in er Art aber, wie die Uebertragung des Befruchtungsstoffes vermittelt wird, macht ich eine grosse Verschiedenheit geltend; bei den Kryptogamen wird der befruchende Stoff in Form von Spermatozoiden beweglich gemacht und so befähigt, unter ermittlung des Wassers durch den offenen Archegoniumhals in die Eizelle einudringen; bei den Phanerogamen, wo die Eizelle im Embryosack und Knospenern eingeschlossen, wo sie bei den Angiospermen noch von dem Fruchtgehäuse ngeben ist, würde eine derartige Uebertragung des befruchtenden Elements nicht ehr zum Ziele führen; die Pollenkörner selbst werden hier durch fremde Kräfte, urch Wind, mechanische Vorrichtungen in den Blüthen, am häufigsten durch secten, auf die weiblichen Organe übertragen, wo sie, wie Sporen keimend, en Pollenschlauch austreiben, der, durch die Gewebemassen des weiblichen Orns sich Bahn brechend, endlich bis zum Embryosack hinwächst und durch fusion den formlosen (gelösten) Befruchtungsstoff in die Eizelle übergehen lässt. — Desto reiner tritt die Analogie der Pollenkörner mit den Sporen hervor, wenn wir die Entstehung beider vergleichen. Der Gewebekörper, in welchem sich er Pollen bildet, der Pollensack, zeigt nicht nur in seinen morphologischen, sonern auch in seinen anatomischen Verhältnissen auffallende Aehnlichkeiten mit em Sporangium der Gefässkryptogamen; wie in diesem die Sporenmutterzellen urch Isolirung vorher verbundener Gewebezellen im Innern entstehen, so auch e Mutterzellen des Pollens; wie jene durch Viertheilung, meist nach vorhergeangener Andeutung einer Zweitheilung die Sporen selbst erzeugen, so werden ich in ähnlicher Weise die Pollenzellen aus ihren Mutterzellen hervorgebracht. ch in den eben angedeuteten Beziehungen treten die Gymnospermen wieder als rmittler zwischen den Kryptogamen und Angiospermen auf, die Pollensäcke der cadeen und mancher Coniferen ahmen in Form und Stellung ohne Weiteres die orangien mancher Gefässkryptogamen nach.

Als Hauptresultat dieser Betrachtungen ergiebt sich nun, dass die phaneroe Pflanze mit ihren Pollenkörnern und Embryosäcken der sporenerzeugenden neration der heterosporen Gefässkryptogamen aequivalent ist. Wie nun aber i den Gefässkyptogamen die geschlechtliche Differenzirung zuerst (bei Farnen d Equiseten) an dem Prothallium allein, dann (bei Rhizocarpeen und Lycopoeeen) an den Sporen selbst schon auftritt, so geht es bei den Phanerogamen ch einen Schritt weiter, die geschlechtliche Differenz wird hier noch weiter zukverlegt, indem sie sich nicht nur in der Bildung von Embryosack und Pollen, ndern auch in der Verschiedenheit von Samenknospe und Pollensack, und noch

weiter zurückgreifend in der Verschiedenheit männlicher und weiblicher Blüthen oder gar diöcischer Pflanzen ausspricht [1]).

Die befruchtete Eizelle der Phanerogamen bildet sich nicht ohne Weiteres zum Embryo aus; sie erzeugt zunächst, gegen den Grund des Embryosackes hinwachsend und sich theilend einen Vorkeim, den Embryoträger, dem wir bereits bei den Selaginellen begegneten und an dessen Scheitel eine zunächst meist rundliche Gewebemasse entsteht, aus der sich der Embryo entwickelt. Dieser bildet sich gewöhnlich schon vor der Samenreife so weit aus, dass die ersten Blätter, die primäre Axe und die erste Wurzel deutlich zu unterscheiden sind; nur bei den chlorophyllfreien Parasiten und Humusbewohnern bleibt der Embryo meist bis zur Samenaussaat rudimentär, ohne erkennbare äussere Gliederung, während bei den chlorophyllhaltigen Phanerogamen nicht selten der Embryo eine sehr beträchtliche Grösse und weitgehende äussere Gliederung gewinnt (Pinus, Zea, Aesculus, Quercus, Fagus, Phaseolus u. s. w.). Abgesehen von Krümmungen, die der Embryo nicht selten macht, liegt seine primäre Stammspitze der Anlage nach immer den Grunde des Embryosackes (der Basis des Knospenkerns) zugewendet; die erste Wurzel (Hauptwurzel) fällt in die rückwärtsgehende Verlängerung des primären Stammes, sie ist dem Scheitel (Micropylen-Ende) des Embryosackes zugewendet und von entschieden endogener Entstehung, insofern ihre erste Anlage am Hinterende des Embryos wenigstens von den nächsten Zellen des Vorkeims bedeckt ist.

Die Scheitelzelle des Vegetationspunktes, welche bei vielen Algen, Characeen, Muscineen, Farnen, Equiseten und Rhizocarpeen als Urmutterzelle des Gewebes leicht zu erkennen ist, verliert, wie wir gesehen haben, schon bei Lycopodiaceen an Bedeutung; das Scheitelwachsthum der phanerogamischen Sprossaxen, Blätter und Wurzeln lässt sich nicht mehr auf die Thätigkeit einer einzigen Scheitelzelle, aus welcher das ganze Urmeristem hervorginge, zurückführen; selbst in solchen Fällen, wo eine (doch an Grösse nicht hervorragende) Zelle den Scheitel einnimmt und eine Anordnung der oberflächlichen Zellen des Vegetationspunkts auf sie als die Urmutterzelle hinzuweisen scheint, ist doch keineswegs der Nachweis geführt, dass aus ihr sämmtliche Zellen, zumal auch die innere Masse des Urmeristems hervorgehen. Das Urmeristem der Vegetationspunkte besteht aus sehr zahlreichen, meist sehr kleinen Zellen, die mehr oder minder deutlich in concentrische Schichten gelagert sind; eine äussere einfache Schicht (das Dermatogen) giebt sich bei den Angiospermen als unmittelbare Fortsetzung der Epidermis älterer Theile zu erkennen und überzieht continuirlich auch den Scheitel des Vegetationspunkts; unter ihr liegt eine zweite, meist aus einigen Zellenlagen bestehende Gewebeschicht, die den Scheitel unterwölbt und rückwärts in die Rinde übergeht (das Periblem); sie umhüllt eine dritte innere Gewebemasse (das Plerom), welche unter dem Scheitel als einzelne Zelle [2]) (Hippuris u. a.) oder als Zellgruppe endigt, und aus welcher entweder ein axiler Fibrovasalkörper (Wurzeln und Stämme von Wasserpflanzen) oder die absteigende

1) Man vergl. hiermit das im III. Buch über die Dichogamie Gesagte.

2) Wie in so vielen anderen Verhältnissen nähern sich auch in dieser Beziehung die Gefässkryptogamen den Phanerogamen, wie aus den Angaben Nägeli's und Schwendener's über das Spitzenwachsthum der Wurzeln hervorgeht (vergl. p. 136 in Nägeli's Beiträgen, 1867, Heft IV).

schenkel der Fibrovasalstränge hervorgehen. Die Wurzelhaube geht dem entsprechend auch nicht, wie bei den Kryptogamen, aus Querschnitten einer Scheitelzelle hervor; sie entsteht vielmehr bei den Gymnospermen durch eine scheitelwärts geförderte Spaltung und Wucherung der Periblemschichten des Wurzelkörpers, bei den Angiospermen durch eine solche des Dermatogens[1]. Auch die erste Anlage seitlicher Gebilde, der Blätter, Sprosse und Wurzeln, lässt sich bei den Phanerogamen nicht auf eine einzelne Zelle in dem Sinne, wie bei den Kryptogamen zurückführen; sie werden zuerst als Protuberanzen bemerklich, die aus mehreren oder vielen und kleinen Zellen bestehen; die Protuberanz, welche einen Spross oder ein Blatt bilden soll, zeigt schon bei ihrer ersten Vorwölbung eine innere Gewebemasse, welche mit dem Priblem des erzeugenden Vegetationskegels zusammenhängt und von einer Fortsetzung des Dermatogens überzogen ist.

Die normale Verzweigung am fortwachsenden Ende der Sprosse, Blätter und Wurzeln ist mit wenigen Ausnahmen monopodial; das erzeugende Axengebilde wächst als solches fort und erzeugt die seitlichen Glieder (Sprosse, seitliche Blattverzweigungen, Seitenwurzeln) unterhalb seines Scheitels; aus dichotomischer Verzweigung scheinen jedoch manche wickelartigen Inflorescenzen hervorzugehen. Ausserdem wäre es möglich, dass bei den Cycadeen die Verzweigung des Stammes und der Blätter auf Dichotomie sich zurückführen liesse. — Die monopodiale Verzweigung der Sprossaxen ist gewöhnlich axillär, d. h. die neuen Sprossanlagen erscheinen oberhalb der Mediane sehr junger (keineswegs immer der jüngsten) Blätter in dem Winkel, den diese mit der Sprossaxe bilden, oder etwas höher an dieser; bei den Gymnospermen bringt gewöhnlich nicht jede Blattaxel einen Spross, zuweilen ist hier (Cycadeen) die Auszweigung des Stammes überhaupt auf ein Minimum beschränkt, bei den Angiospermen dagegen ist es Regel, dass jede Axel eines vegetativen (nicht zur Blüthe gehörigen) Blattes einen Seitenspross (zuweilen auch mehrere neben oder über einander) producirt; häufig bleiben aber die einmal angelegten Axelknospen unthätig, oder sie entwickeln sich erst in späteren Vegetationsperioden. — Abgesehen von den oben genannten Fällen wahrscheinlicher Dichotomie sind nur bei den Angiospermen einige Fälle wirklicher oder scheinbarer extraaxillärer Verzweigung bekannt, die bei der Charakterik dieser Abtheilung noch erwähnt werden. —

Die Phanerogamen zeichnen sich vor den Kryptogamen durch eine ausserordentlich vielseitige und weitgehende Metamorphose morphologisch gleichnamiger Glieder aus; was mit der fast unendlichen Mannigfaltigkeit der Lebensweise und der strenger durchgeführten Theilung der physiologischen Arbeit dieser Pflanzen zusammenhängt; und ähnlich verhält es sich mit der Differenzirung der Gewebe, die bei den Phanerogamen selbst die der Farne weit übertrifft. Auch in diesen Beziehungen nehmen die Gymnospermen eine mittlere Stufe zwischen den Kryptogamen und den übrigen Phanerogamen ein.

Das eben Mitgetheilte soll einerseits die Unterschiede zwischen Kryptogamen und Phanerogamen, andererseits das Uebereinstimmende, die Verwandtschaft beider in ihren Hauptumrissen hervorheben. — Um aber dem Anfänger das Verständniss der unten folgen-

1) Vergl. Hanstein: botan. Abhandl. Heft I. und Reinke, Göttinger Nachrichten 1871, 581.

den Charakteristik der einzelnen Klassen der Phanerogamen zu erleichtern, müssen wi[illegible] vorläufig noch einige Eigenheiten derselben, die oben nur kurz berührt wurden, in's Aug[illegible] fassen und die zum Theil veraltete, den neueren Anschauungen oft nicht mehr entsprechend[illegible] Nomenclatur festzustellen suchen.

1) Die Blüthe im weitesten Sinne des Worts wird gebildet von den Geschlechts[illegible] organen und dem sie tragenden Axengebilde; sind die unmittelbar unter den Geschlechts[illegible] organen an derselben Axe stehenden Blätter durch ihre Stellung, Form, Färbung, Structu[illegible] von den übrigen Blättern der Pflanze verschieden, und zeigen sie physiologische Beziehun- gen zur Befruchtung und ihren Folgen, so werden sie mit zur Blüthe gerechnet und im All- gemeinen Blüthenhülle (Blume, Perianthum) genannt. — Von dem Blüthenstand (der Inflo- rescenz) unterscheidet sich die einzelne Blüthe dadurch, dass sie nur eine Axe mit ihren Geschlechtsorganen und deren Hüllen umfasst, während die Inflorescenz ein Axensystem mit mehreren Blüthen ist[1]). — Die Gesammtheit der männlichen Geschlechtsorgane einer Blüthe wird (nach Röper) als Androeceum, die der weiblichen als Gynaeceum bezeichnet. Enthält eine Blüthe beiderlei Geschlechtsorgane, so heisst sie zwitterig (hermaphroditisch), ent- halten die Blüthen einer Pflanze nur männliche oder nur weibliche Organe, sind sie also eingeschlechtig, so werden sie diclinisch genannt; sind die diclinischen Blüthen auf einem Exemplar der Pflanze zu finden, so ist diese monöcisch, sind sie auf verschiedene Exem- plare vertheilt, so ist diese Pflanzenspecies diöcisch. — Gewöhnlich hört das Scheitelwachs- thum der Blüthenaxe auf, sobald die Anlage der Geschlechtsorgane bemerklich wird, nicht selten schon vorher; der Scheitel der Blüthenaxe ist dann im Centrum der Blüthe verborgen, oft tief eingesenkt; in abnormen Fällen aber (und normal bei Cycas) beginnt das Scheitel- wachsthum der Blüthenaxe von neuem, sie producirt abermals Blätter, zuweilen selbst ei[illegible] neue Blüthe; so entsteht eine durchwachsene Blüthe. — Die Geschlechtsorgane und Hü[illegible] blätter der Blüthe sind gewöhnlich dicht zusammengedrängt (rosettenartig, schraubig od[illegible] quirlig geordnet), der sie tragende Theil der Blüthenaxe bleibt sehr kurz, Internodien si[illegible] an ihm gewöhnlich nicht zu unterscheiden, und nicht selten verbreitert er sich kolbig od[illegible] tellerartig, oder er hohlt sich aus; dieser Theil der Blüthenaxe wird Blüthenboden od[illegible] Torus genannt; bei den Coniferen und Cycadeen (zuweilen auch bei Angiospermen) ist [illegible] jedoch nicht selten so verlängert, dass die Geschlechtsorgane längs einer Spindel (katzchen- artig) locker angeordnet erscheinen. Unterhalb des Blüthenbodens ist die Axe häufig ver- längert und dünner, entweder ganz nackt oder mit 1 bis 2 kleinen Blättchen (Vorblättern, Bracteolen) besetzt; dieser Theil der Blüthenaxe ist der Blüthenstiel (pedunculus); ist [illegible] sehr kurz, so heisst die Blüthe sitzend. — Aus den Axeln der Blüthenblattgebilde ents[illegible] gewöhnlich keine Sprosse, auch wenn sonst die Pflanze in allen Blattaxeln solche erze[illegible] doch kommt es in abnormen Fällen (die bei Blüthen überhaupt nicht selten sind) vor, [illegible] auch innerhalb der Blüthe axilläre Verzweigung eintritt.

Die männlichen Geschlechtszellen (Pollenkörner), welche den Microsp[illegible] der höheren Kryptogamen äquivalent sind, entstehen in Behältern, die ihrerseits den S[illegible] rangien jener entsprechen und im Allgemeinen als Pollensäcke bezeichnet wer[illegible] können; sie sind anfangs solide Gewebekörper, in welchen sich, ähnlich wie bei den S[illegible] rangien, eine innere Zellenmasse als Mutterzellen der Pollenkörner (zunächst durch [illegible] keres Wachsthum der einzelnen Zellen) differenzirt, während die umgebenden Gewe[illegible] schichten sich zur Wandung des Pollensackes ausbilden. Es wurde schon erwähnt, dass [illegible] Mutterzellen des Pollens sich isoliren, ihren Gewebeverband aufgeben (was freilich zwei [illegible] Ausnahmen erleidet) und dann nach wirklicher oder doch angedeuteter Zweitheilung [illegible] Pollenzellen durch Viertheilung erzeugen. Specielleres über diese Vorgänge ist in der [illegible]

1) In gewissen Fällen ist es jedoch schwierig zu unterscheiden, ob man eine [illegible] einen Blüthenstand vor sich hat, so bei manchen Coniferen und besonders den E[illegible] über letztere vergl. Warming in Flora 1870, Nr. 23; Schmitz, ebenda 1871, Nr. [illegible] Hieronymus, bot. Zeitg. 1872, Nr. 12.

rakteristik der einzelnen Klassen zu finden; hier aber ist noch über die morphologische Natur der Pollensäcke Einiges vorauszuschicken. Wie die Sporangien der meisten Gefäss-Kryptogamen sind auch die Pollensäcke der Phanerogamen gewöhnlich Erzeugnisse von Blättern, die hier aber meist eine auffallende Metamorphose erleiden, gewöhnlich auch viel kleiner bleiben als die anderen Blätter; ein Blatt, welches Pollensäcke trägt, mag als Staubblatt (Androphyllon) bezeichnet werden; durch neuere Untersuchungen sind auch Fälle bekannt geworden, wo die Pollensäcke an der verlängerten Blüthenaxe selbst enstehen, so nach Magnus bei Najas, nach Kaufmann bei Casuarina, nach Rohrbach bei Typha; es ist in diesen Fällen freilich noch unentschieden, ob die Pollensäcke nicht etwa die einzigen Ueberreste sonst vollständig abortirter Staubblätter sein könnten. — Bei den Cycadeen sind die Pollensäcke einzeln oder in Gruppen auf der Unterseite der verhältnissmässig grossen Staubblätter oft in sehr grosser Zahl zu finden, ähnlich wie die Sporangien auf den Farnblättern; bei den Coniferen verlieren die Staubblätter schon mehr das Aussehen gewöhnlicher Blätter, sie bleiben klein und bilden auf der Unterseite der meist noch deutlichen Lamina mehrere oder nur zwei verhältnissmässig grosse Pollensäcke. Bei den Angiospermen ist das Staubblatt gewöhnlich zu einem zarten, stielartig dünnen (oft sehr langen) Träger reducirt, der als Filament bezeichnet wird, und an seinem oberen Ende oder beiderseits unterhalb desselben zwei Paar Pollensäcke trägt, die unter dem Namen: Anthere (Staubbeutel) als ein Ganzes zusammengefasst werden; die Anthere besteht daher gewöhnlich aus zwei Längshälften, die durch einen Theil des Trägers (Filaments) zugleich verbunden und getrennt sind, welcher Theil als Connectiv bezeichnet wird. Die beiden Pollensäcke einer Antherenhälfte sind der Länge nach mit einander verwachsen und nicht selten auch beide Antherenhälften zu einem Ganzen verschmolzen. Die einzelnen Pollensäcke erscheinen dann als Fächer der Anthere, und diese selbst wird in diesem Fall vierfächerig genannt, im Gegensatz zu solchen (selten vorkommenden) Antheren, bei denen jede Hälfte selbst nur aus einem Pollensack besteht, die also zweifächerig sind.

Der Embryosack (das Analogon der Macrospore) entsteht durch sehr beträchtliche Vergrösserung einer inneren Zelle des Kerns der Samenknospe, der seinerseits dem Macrosporangium der heterosporen Kryptogamen entspricht; er ist ein kleinzelliger Gewebekörper von meist eirunder Gestalt und mit seltenen Ausnahmen noch von einer oder zwei Hüllen umgeben, deren jede aus einigen Gewebeschichten besteht; diese Hüllen (»Eihüllen«, Integumente) umwachsen den jungen Knospenkern von seiner Basis her und bilden am Scheitel desselben (der sog. Kernwarze) sich zusammenneigend und ihn oft hoch überragend einen canalartigen Zugang, die Micropyle, durch welche der Pollenschlauch eindringt, um zur Kernwarze und endlich zum Scheitel des Embryosackes zu gelangen. Sehr häufig sitzt der von seinen Integumenten umgebene Knospenkern auf einem sielartigen Träger, dem Nabelstrang (funiculus), zuweilen aber fehlt dieser, und die Samenknospe ist dann sitzend. — Der Stiel der Samenknospe[1]) ist mit seltenen Ausnahmen (Orchideen) von einem axilen Fibrovasalstrang durchzogen, der gewöhnlich an der Basis des Knospenkernes aufhört. — Die äusseren Formen der zur Befruchtung bereiten Samenknospe sind sehr verschieden; abgesehen von mancherlei Auswüchsen am Funiculus und den Integumenten, sind besonders die Richtungsverhältnisse des Kerns (sammt den Hüllen) zum Nabelstrang wichtig. Die Samenknospe ist grade (atrop), wenn der Kern als grade Verlängerung des Stiels sich

---

1) Der Anfänger wird wohl thun, sich durch den Namen Samenknospe nicht zu der Annahme verleiten zu lassen, als ob sie eine Knospe im Sinne eines unentwickelten Sprosses sei, vielmehr soll in Ermangelung eines besseren Wortes der Zusatz »Knospe« nur andeuten, dass wir es hier mit einem Jugendzustand eines später entwickelten Gebildes, des Samens, zu thun haben. Der alte Sprachgebrauch, der die Samenknospen als Eier (noch beliebter Eichen) bezeichnet, sollte durchaus aufgegeben werden, da er seine Entstehung einer durchaus unrichtigen Auffassung älterer Botaniker verdankt, während das Wort Ei oder Eizelle sehr zweckmässig ausschliesslich auf die durch Befruchtung zum Embryo sich umbildende Zelle im ganzen Pflanzenreich sich anwenden lässt.

darstellt, der Scheitel des Knospenkerns als Scheitel der ganzen Samenknospe erscheint viel häufiger ist sie **anatrop**, d. h. der Scheitel des Knospenkerns, also auch die ihn über ragende Micropyle, ist der Basis des Nabelstrangs zugewendet, dieser läuft der Länge nac neben jenem hinauf, die Samenknospe erscheint an der Basis des Knospenkerns scharf um gebogen, und die Integumente (oder wenigstens das äussere) sind mit dem aufsteigende Funiculus verwachsen, und soweit diess der Fall ist, wird der letztere als Raphe bezeichnet der Knospenkern selbst ist hier grade; viel seltener ist die **campylotrope** Samenknospe wo der Knospenkern selbst (sammt seinen Hüllen) gekrümmt, mit seinem Scheiteltheil (als auch der Micropyle) zu seiner Basis hingeneigt ist; eine seitliche Verwachsung mit dem Funiculus findet dabei nicht statt. Das sind indessen nur die auffallendsten Formen, die durch Uebergänge verbunden sind. — Der Ort, aus welchem die Samenknospen entspringen, heisst **Placenta**, die ihrerseits der Blüthenaxe oder gewöhnlicher den Fruchtblättern selbst angehört. Die Placenten zeigen oft keine besonderen Wachsthumserscheinungen, häufig aber springen sie als Wülste vor und können so das Ansehen besonderer Organe, die sich endlich von der Umgebung ablösen, annehmen. — Während nach der Befruchtung im Embryosack das Endosperm und der Embryo sich ausbilden, pflegt jener noch bedeutend an Umfang zuzunehmen und die umliegenden Gewebeschichten des Knospenkerns (zuweilen selbst des inneren Integuments) zu verdrängen; das nicht verdrängte Gewebe der Integumente, oder meist nur bestimmte Schichten desselben, bilden sich dabei zur Samenschale aus. Bleibt ein Theil von dem Gewebe des Knospenkerns, mit Nährstoffen erfüllt, bis zur Samenreife erhalten, so wird er als Perisperm unterschieden; die Nährstoffe desselben, obgleich ausserhalb des Embryosackes liegend, werden bei der Entfaltung des Embryos von diesem aufgesogen, das Perisperm kann also in physiologischer Hinsicht als Vertreter des Endosperms fungiren. Perispermhaltig sind z. B. die Samen der Cannaceen und Piperaceen. Zuweilen wird die Samenknospe während ihrer Ausbildung zum Samen noch von einer neuen Hülle von unten her umwachsen, die ihrerseits die derbe Samenschale gewöhnlich als weicher Mantel umgiebt und Mantel oder Arillus genannt wird (ein solcher ist die rothe Pulpa, welche den hartschaligen Samen von Taxus baccata umgiebt; dieselbe Bedeutung hat die sogen. Macis der Muscatnuss, des Samens von Myristica fragrans).

Beachtet man die morphologische Natur derjenigen Gebilde, aus denen die Samenknospe unmittelbar entspringt, so ergiebt sich eine beträchtliche Mannigfaltigkeit: nur selten erscheint die grade Samenknospe als Verlängerung, als Schlussgebilde der Blüthenaxe selbst, so dass der Knospenkern gradezu den Vegetationskegel der letzteren darstellt, wie bei Taxus, Polygoneen; häufiger ist es schon, dass die Samenknospe seitlich unter dem Scheitel der Blüthenaxe hervorwächst, also in der Stellung einem Blatte entspricht, wie bei Juniperus, den Primulaceen und Compositen. Der häufigste Fall aber ist der, dass die Samenknospen an unzweifelhaften Blättern, den Carpellen (Fruchtblättern) entspringen und zwar gewöhnlich aus dem Rande derselben, wie Fiederblättchen aus dem Blatt (so z. B. sehr deutlich bei Cycas), seltener aus ihrer Ober- (Innen-) Seite (wie bei Butomus, Akebia, Nymphaea u. a.). — Wendet man auf diese Verhältnisse die allgemeinen morphologischen Grundbegriffe an, so hätten wir im ersten obengenannten Fall Samenknospen von axiler Natur, sie wären hier metamorphosirte Caulome [1]; wo sie unter dem Scheitel der Blüthenaxe entspringen, wären sie als metamorphosirte ganze Blätter, wo sie seitlich aus Fruchtblatträndern hervorgehen, wären sie als metamorphosirte Fiederblättchen zu betrachten; für die aus der Oberfläche von Fruchtblättern entspringenden fehlt es an einer deutlichen Analogie mit rein vegetativen (nicht der Befruchtung dienenden) Gebilden, wohl aber wäre hier an die Sporangien der

1) Cramer: Bildungsabweichungen bei einigen wichtigeren Pflanzenfamilien und die morphologische Bedeutung des Pflanzeneies (Zürich 1864); Cramer ist geneigt, sämmtliche Samenknospen als metamorphosirte Blätter oder Blatttheile zu betrachten, wogegen ich schon in der 1. Aufl. dieses Buches einige Zweifel beibrachte; die im Text hier gegebene, von der früheren abweichende, Darstellung hält sich möglichst an die unmittelbare Beobachtung (Weiteres s. in der Einleitung zu den Angiospermen unter 8.).

Lycopodiaceen zu erinnern; es scheint aber sogar möglich, manche Samenknospen, wie z. B. die der Orchideen als metamorphosirte Trichome aufzufassen (ähnlich wie die Sporangien der Farne und Rhizocarpeen). Die scheinbar axillär an Fruchtblättern stehenden Samenknospen mancher Cupressineen endlich sind noch nicht hinreichend betreffs ihrer wahren Stellung untersucht. — In manchen dieser Fälle wird die aus den Stellungsverhältnissen abgeleitete morphologische Deutung durch stufenweise Missbildungen, die nicht selten vorkommen, unterstützt; Cramer, dem wir eine vortreffliche Bearbeitung dieser Frage verdanken, zeigte, dass die seitlich unter dem Scheitel der Blüthenaxe entstehenden Samenknospen der Primulaceen und Compositen sich nach und nach abnormer Weise in ganze Blätter von üblicher Form umwandeln, dass ebenso die seitlich aus Fruchtblatträndern entspringenden Samenknospen von Delphinium, Melilotus und Daucus sich wie gewöhnliche Blattspreitentheile (Lacinien oder Foliola) ausbilden können. Dem gegenüber scheint es bedeutungsvoll, dass Aehnliches noch nicht beobachtet ist bei den oben als metamorphosirte Axentheile oder als Trichome gedeuteten Samenknospen. — Uebrigens zeigt sowohl die Entwickelung normaler, wie noch deutlicher die abnormer Samenknospen, dass zwischen dem Knospenkern einerseits und dem Funiculus sammt den Integumenten andererseits ein morphologischer Unterschied hervortritt. Bei jenen **anatropen** Samensprossen, die so eben als metamorphosirte Blätter oder Blatttheile bezeichnet wurden, erscheint nämlich der Knospenkern als seitliche Neubildung an dem Körper der Samenknospe, und wenn dieser sich blattartig ausbildet, so erscheint er als Auswuchs der Blattfläche. Dieses Verhalten, welches zuerst von Cramer morphologisch gewürdigt wurde, ist jedoch nicht allgemein, wie vor Allem die Entwickelung der Samenknospen der Orchideen zeigt, deren Knospenkern unzweifelhaft dem Scheitel der ganzen Samenknospe entspricht, obwohl er durch spätere Krümmung rückläufig (anatrop) wird; noch weniger scheint es möglich den Kern der graden Samenknospen bei Taxus und den Polygoneen als seitliche Bildungen zu betrachten, da er als Verlängerung des Scheitels der Blüthenaxe sichtbar wird (vergl. Angiospermen).

Die **Fruchtblätter (Carpelle)** sind die in der nächsten genetischen und functionellen Beziehung zu den Samenknospen stehenden Blattgebilde der Blüthe; sie sind entweder die Erzeuger und Träger der Samenknospen oder auch dazu bestimmt, diese mit einem Gehäuse, dem Fruchtknoten (Ovarium), zu umgeben und den Empfängnissapparat für den Pollen (die Narbe, Stigma) zu bilden. Diese ganz verschiedene morphologische Bedeutung der Fruchtblätter tritt besonders lebhaft hervor, wenn man die Gattungen Cycas und Juniperus vergleicht; dort sind die Fruchtblätter gewöhnlichen Blättern dieser Pflanzen ähnlich, an ihren Rändern entstehen die Samenknospen, die hier ganz frei zu Tage liegen bleiben, bei Juniperus entspringen diese aus der Blüthenaxe selbst, ihrer Stellung nach selbst einem Blattquirl entsprechend, der nächst untere Blattquirl aber, die Fruchtblätter schwellen nach der Befruchtung an, hüllen die Samen in eine pulpöse Masse, das beerenartige Fruchtgehäuse dieser Pflanze, ein. Bei den Primulaceen entspringen die Samenknospen aus der verlängerten Blüthenaxe selbst, entsprechen also ihrer Stellung nach ganzen Blättern, sie werden aber schon bei ihrer Entstehung von einem Gehäuse (dem Fruchtknoten) umhüllt, das aus den Carpellen besteht und oben stielartig verlängert die Narbe trägt; bei den meisten anderen Dicotylen und Monocotylen aber sitzen die Samenknospen an den nach innen geschlagenen Rändern der zu einem Fruchtgehäuse verwachsenen Carpelle, die hier also zugleich Erzeuger und Behälter der Samenknospen sind. Bei diesen sehr erheblichen morphologischen Verschiedenheiten stimmen die Fruchtblätter physiologisch darin überein, dass sie durch die Befruchtung und während der Entwickelung der Samen zu weiterer Ausbildung angeregt werden und an den Schicksalen des Samens einen gewissen Antheil nehmen.

2) **Bestäubung und Befruchtung.** Bei dem Zusammenwirken des Pollens und der im Embryosack vorgebildeten Eizelle der Phanerogamen sind zwei Momente von hervorragender Bedeutung und von einander wohl zu unterscheiden: die Bestäubung und die Be-

fruchtung. Unter Bestaubung versteht man die Uebertragung des Pollens aus den Anthere auf die Narbe der Angiospermen oder auf den Knospenkern der Gymnospermen, dort wir der Pollen durch klebrige Stoffe, oft auch durch Haare festgehalten und zum Austreiben de Pollenschlauchs veranlasst, der bei den Gymnospermen sogleich das Gewebe des Knospen kerns durchdringt, bei den Angiospermen aber durch das Narbengewebe und den oft seh langen Griffel hinabwächst, um zu den Samenknospen zu gelangen; hier dringt er in di Micropyle ein und bis zum Embryosack vor; erst wenn er diesen berührt (bei den Gymno spermen aber noch tiefer eingedrungen ist), erfolgt die Befruchtung der Eizelle. Zwischen Bestäubung und Befruchtung vergeht oft längere Zeit, zuweilen Monate, häufig indessen nu Tage oder Stunden.

Die Bestäubung wird nur selten einfach durch den Wind vermittelt, in diesem Falle werden grosse Massen von Pollen erzeugt, um das Resultat zu sichern, so bei vielen Coniferen, in seltenen Fällen wird der Pollen durch das Aufplatzen der Antheren auf die Narben geschleudert (manche Urticaceen); gewöhnlich aber werden die Insecten dazu benutzt, die Bestäubung zu vermitteln. Zu diesem Zweck sind besondere, oft höchst verwickelte Einrichtungen getroffen, um die Insecten anzulocken und sie zum Besuch der Blüthen einzuladen; zugleich wird dabei noch der Zweck verfolgt, den Pollen einer Blüthe womöglich immer auf die Narben einer anderen Blüthe (auch bei Hermaphroditen) zu übertragen. Mit Rücksicht auf diese Zwecke nehmen nun die Blüthentheile bestimmte Formen und Stellungen an, die wir im III. Buch weiter verfolgen wollen; hier sei nur erwähnt, dass die Insecten vorzugsweise durch den in den Blüthen abgesonderten Nectar zum Besuch derselben eingeladen werden; diesser gewöhnlich süsse Saft wird meist tief unten zwischen den Blattgebilden der Blüthe erzeugt, und die Form der Blüthentheile ist im Allgemeinen so berechnet, dass das Insect, indem es den Nectar aufsucht, ganz bestimmte Körperstellungen einnehmen muss, wobei es einmal den Pollen aus den Antheren abstreift, ein andermal ihn an den Narben einer anderen Blüthe wieder hängen lässt. Auf diesen Verhältnissen beruht vorzugsweise die Mannigfaltigkeit der Blüthenformen, bei verhältnissmässig einfachem Bildungsplane, der ihnen allen zu Grunde liegt. — Die Organe, welche den Nectar absondern, die Nectarien, haben demnach für die Existenz der meisten Phanerogamen eine ausserordentliche Wichtigkeit; nichtsdestoweniger sind sie meist sehr unscheinbar und, was für das Verhältniss der Morphologie und Physiologie sehr bezeichnend ist, die Nectarien sind trotz ihrer enormen physiologischen Bedeutung an kein morphologisch bestimmtes Glied der Blüthe gebunden, fast jeder beliebige Blüthentheil kann als Nectarium fungiren; dieses Wort bezeichnet also keinen morphologischen, sondern einen rein physiologischen Begriff. Häufig ist es nur eine kleine Stelle an der Basis der Carpelle (Nicotiana) oder der Staubfäden (Rheum) oder der Blumenblätter (Fritillaria), die, ohne weiter hervorzutreten, den Nectar bildet, nicht selten sind es drüsige Protuberanzen der Blüthenaxe zwischen den Insertionen der Staubfäden und Blumenblätter (Cruciferen, Fumariaceen); oft verwandelt sich zur Absonderung und Aufbewahrung des Nectars ein Organ, z. B. ein Blumenblatt in einen hohlen Behälter, indem es eine spornartige Aussackung bildet (Viola), oder alle Blumenblätter bilden sich hohl, krugförmig als Nectarien aus, so bei Helleborus, oder sie nehmen die wunderlichsten Formen an, wie die in Nectarien verwandelten Corollenblätter von Aconitum.

Häufig treten schon in Folge der Bestäubung, noch vor der Befruchtung, auffallende Veränderungen an den Blüthentheilen, zumal am Gynaeceum ein, und besonders dann, wenn die betreffenden Theile von zarter Natur sind; so welken häufig die Narben, Griffel, Corollen, der Fruchtknoten schwillt an (Gagea, Puschkinia) u. dgl. Die auffallendste Wirkung der Bestäubung macht sich bei vielen Orchideen dadurch geltend, dass sogar die Samenknospen erst in Folge der Bestäubung sich bilden.

Energischer und mannigfaltiger aber sind die Veränderungen, welche durch das Eintreffen des Pollenschlauchs am Embryosack, durch die Befruchtung also, angeregt werden: die Eizelle bildet den Embryo; das Endosperm, bei den Gymnospermen schon vorher ge-

bildet, wird bei den Angiospermen erst in Folge der Befruchtung angelegt, die Samenknospen wachsen sammt dem Fruchtknoten, ihre Gewebeschichten differenziren sich, verholzen, werden pulpös, trocknen etc.; die oft enorme Vergrösserung des Ovariums (z. B. bei Cocos, Cucurbita u. a. um das Mehrtausendfache des Volumens) zeigt auffallend, dass die Folgen der Befruchtung sich auch auf die übrige Pflanze erstrecken, insofern diese die Nährstoffe liefert. Auffallende Gestalt-, Structur- und Volumenänderungen treten meist nur an den Carpellen, Placenten und Samen nach der Befruchtung ein, aber sehr häufig finden solche auch an anderen Theilen statt; so z. B. ist es der Blumenboden, welcher die pulpöse Anschwellung bildet, die man als Erdbeere bezeichnet, und auf deren Oberfläche die kleinen eigentlichen Früchte sitzen; bei den Maulbeeren sind es die Hüllblätter der Blüthe, welche anschwellend die saftige Hülle der Frucht bilden, bei Taxus ist es ein becherförmiger Auswuchs der Axe unter der Samenknospe (Samenmantel), der den nackten Samen mit einer fleischigen, rothen Hülle umgiebt u. s. w. Der populäre Sprachgebrauch pflegt alle diejenigen Theile, welche in Folge der Befruchtung eine auffallende Veränderung zeigen, unter dem Namen Frucht zusammenzufassen, besonders dann, wenn sie sich als ein Ganzes von der Mutterpflanze ablösen; ihm ist die Erdbeere, ebenso wie der mit seinem Samenmantel umhüllte Same von Taxus, ebenso wie die Feige und Maulbeere eine Frucht. Der botanische Sprachgebrauch indessen schränkt den Umfang des Begriffes Frucht in engere Grenzen ein, die freilich auch nicht scharf gezogen sind. Mit möglichst genauer Anlehnung an den botanischen Sprachgebrauch könnte man das g a n z e i n F o l g e d e r B e f r u c h t u n g r e i f g e w o r d e n e G y n a e c e u m a l s F r u c h t b e z e i c h n e n; besteht dasselbe aus unter sich verwachsenen Carpellen oder einem unterständigen Fruchtknoten, so bildet die Blüthe eine einzelne ganze Frucht, sind die Carpelle nicht verwachsen, so bildet jedes eine Theilfrucht oder ein Früchtchen; indessen hat auch diese Eingrenzung des Begriffs oft ihr Unbehagliches, und besser schiene es, den Begriff bei bestimmten Abtheilungen besonders zu definiren.

Für den Anfänger ist vor Allem das hervorzuheben, dass die Frucht morphologisch genommen nichts Neues an der Pflanze ist; alle morphologisch bestimmbaren Theile der Frucht sind schon vor der Befruchtung angelegt und morphologisch charakterisirt, in Folge der Befruchtung werden die Glieder des Gynaeceums nur physiologisch verändert. Morphologisch Neues wird nur in der Samenknospe erzeugt, das Endosperm und der Embryo.

3) B l ü t h e n s t a n d (I n f l o r e s c e n z). Endigt ein Spross, der vorher zahlreichere vegetative Blätter bildet, besonders ein kräftiger Hauptspross, mit einer Blüthe, so wird diese als terminale bezeichnet; entwickelt sich dagegen ein seitlicher Spross sofort zur Blüthe, unterhalb derselben höchstens ein oder einige kleine Vorblätter bildend, so wird die Blüthe seitlich (lateral) genannt. Nicht selten endigt schon die erste, aus dem Embryo hervorgegangene Hauptaxe mit einer Blüthe, häufiger aber wächst diese fort oder ihr Wachsthum erlischt, ohne eine Blüthe zu bilden, erst Seitensprosse erster oder zweiter oder höherer Ordnung schliessen dann mit Blüthen ab; im ersten Fall kann die Pflanze bezüglich ihrer Blüthenbildung als einaxig, in den anderen Fällen als zwei-, dreiaxig bezeichnet werden. — Wenn eine Pflanze nur terminale Blüthen erzeugt oder wenn die seitlichen Blüthen aus den Axeln einzelner, grosser Laubblätter entspringen, so erscheinen sie zerstreut, vereinzelt. Sind dagegen die blüthentragenden Zweige dicht beisammen, sind die Blätter, innerhalb dieser Verzweigungsregion kleiner, anders geformt und gefärbt, als die anderen, oder fehlen sie hier ganz, so entsteht ein Blüthenstand (Inflorescenz) im engeren Sinne des Worts, der meist von dem ihn tragenden, vegetativen Stock scharf abgegränzt erscheint und nicht selten sehr eigenthümliche Formen annimmt, die einer besonderen Nomenklatur bedürfen; indessen tritt diess bei den Gymnospermen nur selten hervor, während die Bildung reichblüthiger, eigenartig geformter Inflorescenzen für die höher entwickelte Gliederung der Angiospermen charakteristisch ist, und daher scheint es zweckmässig, erst dort die Eintheilung und Benennung der Blüthenstände ausführlicher vorzutragen.

4. Auch bezüglich der Gewebebildung will ich hier nur Eines hervorheben, wo die Gymnospermen und Angiospermen übereinstimmen: Die Fibrovasalstränge d Phanerogamen zeigen die hervorragende Eigenthümlichkeit, dass jeder in ein Blatt au biegende Strang nur der obere Schenkel eines abwärts in den Stamm verlaufenden Strang ist: mit anderen Worten, es sind gemeinsame Stränge vorhanden, deren jeder einen au steigenden, in's Blatt ausbiegenden, und einen absteigenden, im Stamm verlaufenden Sche kel hat; der letztere wird nach Hanstein Blattspurstrang genannt. In den einfachsten Fäll (z. B. bei den meisten Coniferen) biegt nur ein Strang in jedes Blatt aus, ist aber die Inse tion des Blattes breit oder dieses überhaupt gross und kräftig entwickelt, so treten mehre bis viele Stränge aus dem Stamm in das Blatt hinüber, wo sie sich, wenn dieses breit is verzweigen; man hat daher einsträngige und mehrsträngige Blattspuren. — Die Blattspur stränge sind meist an der Stelle, wo sie aus dem Stamm in's Blatt übergehen (am Bogen dicker als in ihrem tieferen Verlauf; jeder Blattspurstrang kann entweder nur durch ei Internodium abwärts verlaufen, oder er durchsetzt deren mehrere, ein Internodium, übe welchem mehrere Blätter stehen, hat dann in sich die unteren Theile von Strängen, die obe in verschieden hohe, verschieden alte Blätter ausbiegen. — Der absteigende Blattspurstran endigt unten nur selten frei, gewöhnlich legt er sich seitlich an den mittleren oder obere Theil eines tieferen (älteren) Blattspurstranges an: es kann diess dadurch geschehen, das der Strang sich unten in zwei Schenkel spaltet, die mit den tieferen Strängen anastomosiren oder die von oben herabkommenden dünnen Strangenden schieben sich zwischen die obe ren Theile der Blattspuren älterer Blätter ein, oder jeder Strang macht eine Biegung nac rechts oder links und legt sich endlich an einen tieferen Strang an. Auf diese Weise werde die ursprünglich isolirten Blattspuren im Stamm in ein zusammenhängendes System ve einigt, welches bei hinreichender Ausbildung den Eindruck machen kann, als ob es durc Verzweigung entstanden wäre, während es thatsächlich aus einzelnen Stücken nachträglic verschmilzt.

Ausser den Blattspuren oder absteigenden Schenkeln der gemeinsamen Stränge könne im Stamm der Phanerogamen aber auch noch andere Stränge auftreten; zunächst werde häufig in den Knoten des Stammes durch horizontal laufende Stränge Netze (wie bei de Gräsern) oder gürtelförmige Verbindungen (wie bei den Rubiaceen, Sambucus) hergestell Ferner können im Stamm längsläufige Stränge sich differenziren, die mit den Blättern Nich zu thun haben, und die Entstehung dieser stammeignen Stränge kann eine sehr verschieden sein: entweder sie entstehen frühzeitig im Urmeristem des Stammes unmittelbar nach de Blattspuren im Mark (Begonien, Piperaceen, Cycadeen), oder sie werden erst viel später b fortgesetztem Dickenwachsthum des Stammes im Umfang desselben, ausserhalb der Blat spurstränge erzeugt, wie bei den Menispermaceen, Aloineen, Dracaenen.

Das weitere Verhalten der Blattspurstränge ist nun bei den Monocotylen einerseits un den Gymnospermen und Dicotylen andererseits verschieden; bei jenen sind sie geschlossen bei diesen bleibt eine Schicht fortbildungsfähigen Cambiums übrig, die sich bei stark in d Dicke wachsenden und verholzenden Stämmen, meist frühzeitig durch Ueberbrückung de primären Markverbindungen zu einem vollständigen Ringe (Mantel) schliesst und dann nac aussen beständig neue Phloëmschichten, nach innen Xylemschichten erzeugt. Auch in de Hauptwurzeln und kräftigeren Seitenwurzeln der Gymnospermen und Dicotylen tritt durc nachträgliche Constituirung eines geschlossenen Cambiumringes ein Dickenwachsthum au [illegible] den Kryptogamen ebenso wie das des Stammes fremd ist und häufig zur Bildung [illegible] ausdauernder Wurzelsysteme führt, die bei den Monocotylen häufiger durch Rhi- [illegible] Knollen und Zwiebeln physiologisch vertreten werden. Mit dem langandauernde [illegible]wachsthum hängt endlich die lebhafte und ausgiebige Korkbildung, die meist in [illegible], eine ebenfalls den Kryptogamen und Monocotylen fremde Erscheinung, über- [illegible] Auch in Bezug auf diese Verhältnisse wird es zweckmässiger sein, die [illegible] des Specielleren in die Charakteristik der einzelnen Abtheilungen aufzu- [illegible]

Systematische Uebersicht der
Phanerogamen.

Das auszeichnende Merkmal gegenüber den Kryptogamen liegt in der Bildung des Samens; er entsteht aus der Samenknospe, die in ihrem wesentlichen Theil, dem Knospenkern, den Embryosack und in diesem das Endosperm und die Eizelle erzeugt, welch letztere durch den Pollenschlauch, einen Auswuchs des Pollenkorns, befruchtet wird und, zunächst zu einem Vorkeim auswachsend, den Embryo bildet. — Die in Stamm, Blätter, Wurzeln, Haare gegliederte phanerogame Pflanze entspricht der sporenbildenden Generation der Gefässkryptogamen, der Embryosack der Macrospore, das Pollenkorn der Microspore; das Endosperm ist dem weiblichen Prothallium aequivalent, und der Same vereinigt wenigstens zeitweilig in sich beide Generationen, das Prothallium (Endosperm) sammt der jungen Pflanze der zweiten Generation (dem Embryo).

I.
Phanerogamen ohne Fruchtknoten.

Die Samenknospen sind vor der Befruchtung nicht von einem durch Verwachsung von Fruchtblättern entstandenen Gehäuse (Fruchtknoten) umschlossen; das Endosperm entsteht vor der Befruchtung und bildet Archegonien (= Corpuscula), in welchen die Eizellen entstehen; die Pollenkörner erleiden vor der Bildung des Pollenschlauchs Theilungen ihres Inhalts, entsprechend den Microsporen der Selaginellen.

1) Gymnospermen. Die Blattbildung des Embryos beginnt mit einem zwei- oder mehrzähligen Quirl.
   a) Cycadeen: Verzweigung des Stammes sehr selten oder ganz unterdrückt, Blätter gross, verzweigt.
   b) Coniferen: axilläre Verzweigung reichlich, aber nicht aus allen Blattaxeln, Blätter klein, nicht verzweigt.
   c) Gnetaceen: Wuchs sehr verschieden, Blüthen denen der Angiospermen in mancher Hinsicht ähnlich.

II.
Phanerogamen mit Fruchtknoten.

Die Samenknospen entstehen im Innern eines von verwachsenen Fruchtblättern (oft nur eines mit seinen Rändern verwachsenen Carpells) gebildeten Gehäuses, des Fruchtknotens, der oben die Narbe trägt, auf welcher die Pollenkörner keimen. — Das Endosperm wird nach der Befruchtung gleichzeitig mit dem Embryo gebildet; beide bleiben zuweilen rudimentär. Der Pollen erleidet keine Theilung seines Inhalts. — Verzweigung fast immer axillär und aus sämmtlichen Axeln vegetativer Blätter; selten extraaxillär.

2) Monocotyledonen: Der Embryo beginnt mit alternirender Blattstellung. — Endosperm meist gross, Embryo klein.

3) Dicotyledonen: Die ersten Blätter des Embryos bilden einen zweigliedrigen Quirl. — Endosperm häufig rudimentär, oft vor der Samenreife vom Embryo aufgesogen.

Classe 11.

Die Gymnospermen.

Diese Classe umfasst in den Ordnungen der Cycadeen, Coniferen und Gnetaceen Pflanzen von auffallend verschiedenem Habitus, die aber durch ihre morphologischen Verhältnisse, die Eigenthümlichkeiten der Gewebebildung und vor Allem durch ihre geschlechtliche Fortpflanzung sich als zusammengehörig erweisen und zugleich zwischen den Gefässkryptogamen und Angiospermen eine vermittelnde Stellung einnehmen, indem sie sich, besonders in ihrer anatomischen Structur, den Dicotylen unter den letzteren annähern.

Die Pollenkörner verrathen eine Verwandtschaft mit den Microsporen der Selaginellen, indem sie vor der Verstäubung eine oder mehre Theilungen ihres Inhalts in Zellen erfahren, welche ein sehr rudimentäres männliches Prothallium nachahmen: eine dieser Zellen wächst zum Pollenschlauch aus, wenn das Pollenkorn auf den Kern der Samenknospe gelangt. — Die Pollensäcke sind hier immer Auswüchse der Unterseite unzweifelhafter Blattgebilde (Staubblätter) und gleichen in vielen Fällen ganz auffallend den Sporangien mancher Gefässkryptogamen; sie entstehen entweder in grosser Anzahl oder zu mehreren oder endlich zu zweien auf einem Staubblatt, ohne unter sich zu verwachsen.

Die fast immer gerade und meist nur mit einem Integument versehene Samenknospe erscheint entweder als das metamorphosirte Ende der Blüthenaxe selbst, oder sie entspringt seitlich unter deren Scheitel, oder scheinbar axillär, oder endlich aus der Oberseite oder den Rändern der Carpelle, die hier niemals vor der Befruchtung durch Verwachsung einen echten Fruchtknoten bilden, wohl aber oft während der Samenreife beträchtlich heranwachsend zusammenschliessen und die Samen verbergen, bis sie zur Reifezeit meist wieder aus einander weichen, um die Samen ausfallen zu lassen; doch sind auch die Fälle nicht selten, wo die Samen von Anfang bis zu Ende ganz nackt bleiben. — Der Embryosack bildet sich in dem kleinzelligen Knospenkern tief unter dessen Kernwarze, nahe an seiner Basis, und bleibt bis zur Befruchtung von einer dicken Lage des Kerngewebes umschlossen. Zuweilen beginnt die Bildung mehrerer Embryosäcke in einem Knospenkern, aber nur einer gelangt zur vollen Entwickelung. — Schon lange vor der Befruchtung entsteht in dem durch seine derbe Wandung ausgezeichneten Embryosack das Endosperm durch Bildung freier Zellen, die aber bald zu einem Gewebe zusammenschliessen und sich durch Theilung vermehren. Innerhalb dieses, dem endogenen Prothallium der Selaginellen analogen Gewebekörpers entstehen die Archegonien (oder Corpuscula) in mehr oder minder grosser Anzahl. Nach Strasburger bildet sich je eines aus einer dem Scheitel des Embryosackes anliegenden Endospermzelle, die beträchtlich heranwachsend, durch Theilung den Hals und die Centralzelle des Archegoniums erzeugt; nach dem genannten Beobachter wird selbst ein kleiner oberer Theil der grossen Centralzelle unter dem Halse als Canalzelle abgesondert. — Ob der ganze Inhalt der Centralzelle [illegible] Strasburger angiebt, als Eikörper zu betrachten ist, oder ob in jenem [illegible] durch freie Bildung erst entstehen, (wie Hofmeister will), mag einstgestellt bleiben, doch würde die erstgenannte Angabe der auch sonst

o ausgesprochenen Analogie mit den heterosporen Gefässkryptogamen mehr entprechen (Näheres hierüber bei der Ordnung der Coniferen). — Nachdem der 'ollenschlauch das Gewebe des Knospenkerns durchwachsen hat und bis zum Corpusculum (Archegonium) eingedrungen ist, wo er durch Diffusion den befruchenden Stoff an die Centralzelle desselben abgiebt, bildet sich in dieser letzteren ler Vorkeim durch Theilung einer in ihrem unteren Theil liegenden Zelle. Von len anfangs niedrigen Vorkeimzellen wachsen sodann die mittleren oder oberen u langen Schläuchen aus, welche, die unteren vor sich herschiebend, das Corusculum unten durchbrechen und in eine erweichte Partie des Endosperms vorringen. Zuweilen trennen sich die neben einander entstehenden Vorkeimschläuche, nd jeder erzeugt an seinem Scheitel eine kleinzellige Embryoanlage; aus diesem runde und weil oft mehrere Archegonien in einem Endosperm befruchtet weren, enthält der unreife Same mehrere rudimentäre Embryonen (er ist polyemryonisch), von denen aber gewöhnlich nur einer kräftig heranwächst, während ie anderen verkümmern.

Während der Ausbildung des Embryos nimmt das Endosperm, mit Nahrungsoffen sich füllend, an Umfang beträchtlich zu, der es umschliessende Embryoick wächst mit und verdrängt das umliegende Gewebe des Knospenkerns endlich nz; das Integument oder eine innere Schicht desselben bildet sich zur harten amenschale aus, während nicht selten (bei frei liegenden Samen) die äussere ewebemasse desselben fleischig pulpös wird und dem Samen das Ansehen einer flaumenartigen Frucht verleiht (Cycas, Salisburya); nicht selten erstrecken sich ie Wirkungen der Befruchtung auch auf die Carpelle oder andere Theile der lüthe, die dann mächtig heranwachsen, fleischige oder holzige Umhüllungen der amen oder Polster unterhalb derselben bilden. —

Der reife Same ist immer mit Endosperm erfüllt, in welchem der deutlich in tamm, Blätter und Wurzel gegliederte Embryo liegt; er erfüllt eine axile Höhung des Endosperms, ist immer gerade ausgestreckt, seine Wurzelspitze dem Mikropylenende, seine Blattspitzen dem Samengrund zugekehrt. Die ersten Blätter, welche der embryonale Stamm erzeugt, stehen in einem Quirl, der meist aus wei opponirten, aber auch nicht selten aus drei, vier, sechs, neun und mehr liedern besteht. Bei der Entfaltung des Embryos, der Keimung, tritt zuerst die Wurzelspitze aus der aufspringenden Samenschale hervor, durch Verlängerung er Cotyledonen (der ersten Blätter) wird auch die Knospe, die sich nun zwischen iesen am Scheitel des Stämmchens bildet, hinausgeschoben, während die Keimblätter noch im Endosperm stecken bleiben und so lange darin verweilen, bis die ährstoffe desselben aufgesogen, in die Keimtheile übergeführt sind; zuweilen leiben sie als nutzlos gewordene Organe dort verborgen, bei den Coniferen aber werden sie durch die Streckung des Keimstengels herausgezogen und über die rdoberfläche gebracht, wo sie sich als erste Laubblätter entfalten. Die Keimblätter der Coniferen ergrünen schon innerhalb des Samens, in tiefer Finsterniss; s findet hier, wie bei den Farnen, Chlorophyllbildung ohne Mithilfe des Lichtes tatt; ob diess auch bei den Cycadeen und Gnetaceen geschieht, ist unbekannt. — ie von dem Samen befreite junge Pflanze besteht nun aus einem senkrechten tämmchen, das unten ohne scharfe Grenze in die erste senkrecht hinabwachsende räftige Pfahlwurzel übergeht, aus welcher bald zahlreiche Nebenwurzeln in kropetaler Ordnung hervortreten, die schliesslich ein meist mächtiges Wurzel-

system bilden. Der Keimstamm wächst senkrecht aufwärts, und gewöhnli sein Wachsthum nicht nur unbegrenzt, sondern auch viel kräftiger, als da: Seitensprosse, auch wenn solche sich, wie bei den Coniferen, reichlich bilde der merkwürdigen Gnetacee Welwitschia hört das Scheitelwachsthum des ! mes jedoch frühzeitig ganz auf, und selbst die Erzeugung neuer Laubs| unterbleibt hier, wie auch gewöhnlich bei den Cycadeen.

6. Terminale Blüthen am Hauptstamm kommen nur bei den Cycadeen auch hier nicht ausschliesslich) vor; sonst sind es kleine Seitensprosse, mei: höherer Ordnung, die sich zu Blüthen ausbilden. Die Blüthen sind immer nisch, die Pflanzen selbst monöcisch oder diöcisch. Die männliche Blüthe b aus einer meist stark verlängerten dünnen Axe, an welcher die Staubblätter zahlreich spiralig oder in Quirlen angeordnet sind. Die weiblichen Blüthen in ihrer äusseren Erscheinung ausserordentlich verschieden und denen der A spermen meist sehr unähnlich; nur bei den Gnetaceen tritt eine Art Perigo zarteren Blättern auf, bei den Cycadeen und Coniferen fehlt es, oder es ist Schuppen vertreten; was aber auch die weiblichen Blüthen derselben, abge von dem Mangel des Fruchtknotens, besonders fremdartig macht, ist die Ve gerung der Blüthenaxe, an welcher die Blattgebilde nicht in concentrischen sen, wie bei den Angiospermen, sondern in deutlich aufsteigender schra Anordnung oder in alternirenden Quirlen auftreten, wenn sie zahlreich sind nur wenig Samenknospen an einem nackten oder kleinblättrigen Blüthen: erzeugt werden, wie bei Podocarpus und Salisburya, da hört meist auch die Spur einer habituellen Aehnlichkeit mit den Angiospermenblüthen auf. Zur C tirung auf diesem Gebiet braucht man aber nur an der gegebenen Definition eine Blüthe eine mit Geschlechtsorganen besetzte Sprossaxe ist, festzuhalte immer im Klaren darüber zu sein, was man hier eine Blüthe nennen soll.

Ueber die Gewebebildung der Gymnospermen vergl. den Anhang zu der ganzen

A. Die Cycadeen [1].

Der in dem grossen Endosperm eingeschlossene Embryo besitzt zwei un grosse opponirte Cotyledonarblätter, die mit ihren Innenfläche gerade an ein liegen und hier gegen die Spitze hin verwachsen; die Neigung der späteren l blätter sich zu verzweigen tritt zuweilen schon an diesen Keimblättern h indem sich am grösseren eine rudimentäre Lamina mit Andeutung von F lappen bildet, wie bei Zamia (Fig. 313 *B*). Der in feuchter Erde liegende keimt erst nach längerer Zeit; die Samenschale springt am Hinterende au entlässt die anfangs kräftig abwärts fortwachsende Hauptwurzel, die spät weilen rübenartig erstarkt, oder ein System dickerer Fadenwurzeln erzeugt. der von Schacht entlehnten Fig. 313 *C* und einer neueren Angabe Reinke's i

[1] Miquel Monographia Cycadearum. 1842. — Karsten: organogr. Betracht. über muricata Berlin 1857. — Mohl: Bau des Cycadeenstammes (dessen verm. Schriften, p — Mettenius: Beitr. zur Anat. der Cycadeen (Abh. der k. Sachs. Ges. der Wissens 1861). — Ueber Structur des Pollens vergl. Schacht in Jahrb. f. wiss. Bot. II, 142 Kraus: Ueber den Bau der Cycadeenfiedern (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. IV). — Reinke in richten der k. Ges. d. Wiss. in Göttingen 1871 p. 352. — De Bary, bot. Zeitg. 1870 p. ... Bau u. Entwickelung des Pollens bei Ceratozamia. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. VIII p

·eigung der Hauptwurzel seitlich monopodial, Miquel giebt aber wiederholt ie dünneren Wurzeln älterer Pflanzen von Cycas glauca und Encephalartos ge Theilungen an, was Reinke's entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen alls bestätigen. — Durch die Verlän- g der im Endosperm verharrenden lort die Nahrung aufsaugenden Coty- ›n werden auch deren Basaltheile lie dazwischen liegende Keimknospe ıula) aus dem Samen hinausgescho- Nicht nur das die Cotyledonen tra- ! Axenstück, sondern auch die ober- lerselben sich fortbildende Axe bleibt kurz, während schon unter dem ·el eine beträchtliche Umfangszu- e durch massenhafte Entwickelung chymatischen Gewebes eintritt; so ınt der Stamm die Form einer rund- Knolle, die er bei manchen Arten später beibehält, bei den meisten verlängert er sich im Laufe der Jahre ner aufrechten, ziemlich plumpen , die zuweilen einige Meter Höhe er- . Mit dieser sehr langsamen Ver- ung bei beträchtlicher Dicke am fort- ·enden Ende hängt auch hier, wie nlichen Fällen (Isoëtes, Ophioglossen ium filix mas u. a.), die Abneigung Verzweigung des Stammes aus der ·e zusammen; der Stamm der Cyca- bleibt gewöhnlich ganz einfach, doch t es vor, dass alte Stämme sich in starke Aeste theilen; auch wo mehrere Blüthen am Gipfel auftreten, beruht offenbar auf Verzweigung, und soweit man nach Abbildungen und fertigen ıden urtheilen darf, ist es wahrscheinlich, dass diese eine dichotomische · Bei alten oder kränklichen Pflanzen finden sich an der Basis des Stammes - oder oberirdisch nicht selten kleine zwiebel- oder knollenähnliche Brut- en, deren morphologische Natur noch unsicher ist; nach Aeusserungen l's wäre es nicht unmöglig, dass sie aus alten Blattschuppen entspringen, ›r Verzweigung des Stammes also Nichts zu thun haben.

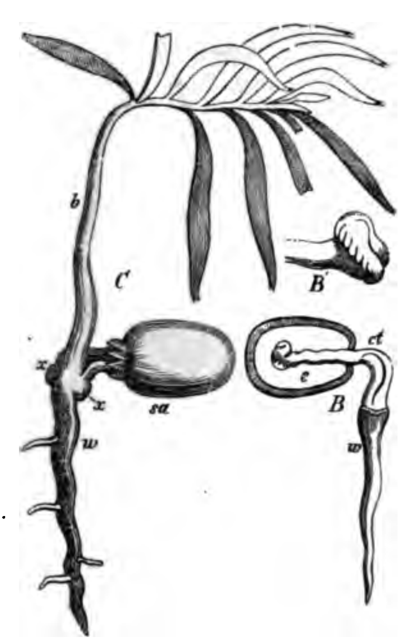


Fig. 313. *B*, *B*, *C* Keimung von Zamia spiralis nach Schacht (verkleinert). *B* beginnende Keimung, *ct* die Cotyledonen, oberhalb ihrer verlängerten Basis verwachsen, einer von beiden an der Spitze mit Andeutung einer gefiederten Lamina (*B'*); *C* Keimpflanze, sechs Monate alt. — Es bedeutet: *sa* Same, *ct* Cotyledonen, *w* die Hauptwurzel, *b* das erste gefiederte Blatt; *x x* die Anlagen der später aufwärts wachsenden Seitenwurzeln.

›ie ganze Oberfläche des Stammes ist mit spiralig geordneten Blättern be- Internodien sind nicht zu unterscheiden. Die Blätter aber sind von zweierlei ·rockene, braune, behaarte, sitzende, lederartige Schuppen von verhältniss- : geringer Grösse, und grosse gestielte, gefiederte oder fiedertheilige Laub- :. Schuppen und Laubblätter werden periodisch gebildet; in jedem oder zweiten Jahre entsteht eine Rosette von grossen Laubblättern, zwischen sich nun die Terminalknospe des Stammes mit Schuppen umhüllt, unter Schutz der neue Laubblattcyclus langsam sich heranbildet. Dieser Wechsel

beginnt bei Cycas u. a. schon mit der Keimung, indem auf die (laubblattäh
Cotyledonen eine Anzahl von Schuppenblättern folgt, welche die Kno
Keimpflanze umhüllen; aus dieser entwickelt sich dann gewöhnlich nur
fiedertes noch kleines Laubblatt, worauf wieder Schuppen folgen. Erst
nehmender Erstarkung de
jährigen Pflanze treten a
Laubblätter, und deren
grössere, in Cyclen auf, u
nachdem die älteren abge
sind, die jedesmalige palm
lichen Blattkrone darz
während gleichzeitig die
stehenden Schuppen die
knospe einschliessen. In
werden die Laubblätter
vorgebildet, dass sie schl
wenn sie die Knospe sp
sich nur noch zu entfalten
was dann in kurzer Zeit ge
während bis zur Entfaltu
nächsten Blattrosette ein
Jahre vergehen. Die a
Knospe hervortretenden
blätter sind bei Cycas u. a
denen der Farne von hint
vorn eingerollt, bei and
nur die Blattspindel ei
bei einigen, wie Dioon
wächst das Blatt gerade
auch seine Seitenblättch
vor der Ausbreitung gerad
Entfaltung findet wie
Farnen in basifugaler Folg
dem Blatte statt, und wahr
lich ist dem entsprechen
ein dauerndes Spitzenwac
mit basifugaler Verzwe
anlage der Spreite vorhand



Fig. 314. Ein Fruchtblatt (Carpell) von Cycas revoluta, ungefähr 1/2 der nat. Gr. — *f* die Lacinien des laubblattähnlichen Carpells, *sk* Samenknospen an Stelle der unteren Fiedern; *sk'* eine weiter entwickelte Samenknospe.

meist einfachen Lacinien stehen meist alternirend an der oft 1—2 Meter
Blattspindel; die Art, wie die Spreite oben endigt, deutet auf dichot
Verzweigung des Blattes, dessen Spindel dann als ein aus den Fuss
der successiven Gabelungen hervorgegangenes Sympodium aufzufassen
während die Seitenblättchen die im Wachsthum zurückbleibenden schw
und dann flächig gewordenen Gabeläste der Blattspreite darstellen; da
Blatt wäre somit ein als Wickel ausgebildetes dichotomisches Verzweigungs
Hier wie bei der Verzweigung des Stammes und der Wurzel sind jedo
wickelungsgeschichtliche Untersuchungen nöthig.

'ie Blüthen der Cycadeen sind immer diöcisch, die Pflanzen selbst also ich oder weiblich; beiderlei Blüthen erscheinen am Gipfel des Stammes, der einzeln, wie bei Cyscas, als Terminalblüthe des Hauptstammes, oder ei und mehr, wie bei Zamia muricata und Macrozamia spiralis vielleicht als ıorphosirte Gabelzweige des Stammes [1]. Die Blüthe besteht aus einer kräf- ınd zapfenartig verlängerten Axe, die unten zuweilen einen nackten Stiel llt, sonst aber mit zahlreichen geordneten Geschlechtsblättern ıblättern, Fruchtblättern) dicht t ist.

ei Cycas ist die weibliche eine nur wenig metamorpho- .aubblattrosette des Stammes, ı Scheitel über derselben wieder ıst Schuppenblätter und dann Laubblattcyclen bildet; der ı durchwächst hier also die che Blüthe. Die einzelnen blätter (Fig. 311) sind zwar .leiner als die gewöhnlichen lätter, aber im Wesentlichen ı geformt wie diese; die unteren blättchen sind durch Samen- 'n ersetzt, die schon vor der htung die beträchtliche Grösse reifen mittelgrossen Pflaume .en: der befruchtete reife Same ıt die Dimensionen und das ıen eines mittelgrossen Apfels, ız frei am Fruchtblatt hängt.) auch die männliche Blüthe ycas durchwachsen wird, ist ıbekannt und unwahrschein- ihre sehr zahlreichen Staub- sind viel kleiner, 7—8 Ctm. nd nicht gegliedert, aus schmä- asis nach vorn verbreitert und ı zugespitzt; auf ihrer Unter- ıit zahlreichen Pollensäcken dicht besetzt; die ganze Blüthe 30—40 Centi- lang.

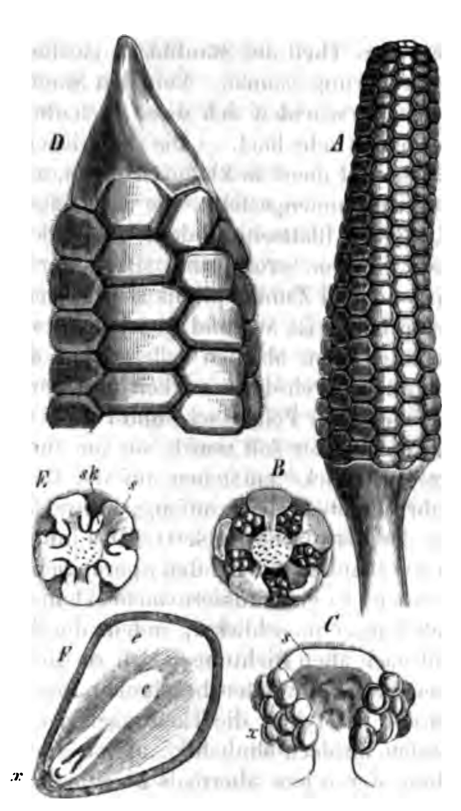


Fig. 315. Zamia muricata nach Karsten. *A* eine männliche Blüthe in nat. Gr.; *B* Querschnitt derselben; *C* ein Staubblatt derselben mit den Pollensäcken *x* und dem schildförmigen Träger *s* (von unten gesehen). *D* der obere Theil einer weiblichen Blüthe in nat. Gr. *E* Querschnitt derselben, *s* die schildförmigen Träger der Samenknospen *sk*. — *F* reifer Same im Längsschnitt, *e* Endosperm, *c* Cotyledonen, bei *x* der zusammengewickelte Embryoträger.

ie weiblichen und männlichen Blüthen der anderen Cycadeengattungen n äusserlich ungefähr den Tannenzapfen; auf einem kurzen nackten Stiel sich die relativ dünne Blüthenaxe als Spindel, an welcher die zahlreichen l- oder Staubblätter dicht gedrängt sitzen (Fig. 315), um endlich mit nack-

[1] Die Annahme, dass die männliche Blüthe von Cycas Ramphii der eine, die den Stamm ende Laubknospe der andere Gabelspross des dichotomirenden Stammscheitels sein wird auch durch De Bary's neue Mittheilungen nicht entkräftet.

nen nicht weiter fortwachsendem Scheitel abzuschliessen (Fig. 315 *D*). Die Staubblätter sind zwar immer nur klein im Vergleich zu den Laubblättern derselben Pflanzen, aber doch die grössten und massivsten Staubblätter, die überhaupt bei Phanerogamen vorkommen: bei Macrozamia wie bei Cycas bis 6—8 Ctm. lang und bis 3 Ctm. breit: sie sitzen mit ziemlich schmaler Basis auf der Blüthenaxe, verbreitern sich dann zu einer Art Lamina und spitzen sich vorn einfach zu (Macrozamia), oder theilen sich in zwei hackige Spitzen (Ceratozamia); oder aber der untere Theil des Staubblatts ist dünner, stielartig und trägt eine schildförmige Verbreiterung (Zamia). Von den Staubblättern der meisten anderen Phanerogamen unterscheiden sich diese auch durch ihre Dauerbarkeit, sie verholzen und werden oft sehr hart. — Die zahlreichen Pollensäcke auf der Unterseite der Staubblätter sind meist in kleine Gruppen, zu zwei bis fünf, dem Sorus der Farne ähnlich, zusammengestellt, die ihrerseits wieder grössere Gruppen auf der rechten und linken Blattseite bilden. Die Pollensäcke sind rund oder ellipsoidisch, meist etwa 1 Millim. gross, und sitzen der Unterseite des Staubblattes mit schmaler Basis an, bei Zamia spiralis sind sie nach Karsten sogar gestielt; sie springen mit einem Längsriss auf und gleichen in allen Verhältnissen weit mehr den Sporangien der Farne als den Pollensäcken der anderen Phanerogamen, von denen sie sich auch durch die Festigkeit und Härte ihrer Wandung unterscheiden. Die Entwickelung der Pollensäcke und Pollenkörner der Cycadeen war bisher unbekannt, erst in jüngster Zeit wurde sie von Juranyi bei Ceratozamia longifolia beobachtet. Die Pollensäcke entstehen auf der Unterseite der Staubblätter in Form kleiner, wahrscheinlich gleich anfangs mehrzelliger Papillen, auf welche sich die Epidermis der Blattfläche fortsetzt. Das innere Gewebe derselben differenziirt sich zunächst (ähnlich wie bei den Sporangien der Lycopodiaceen, Equiseten und Ophioglosseen) in eine äussere mehr kleinzellige Schicht, die einen grosszelligen Gewebekörper umschliesst; indem die Zellen des letzteren fortfahren zu wachsen und nach allen Richtungen sich zu theilen, entstehen endlich die sich isolirenden, aber dicht gedrängten beisammen liegenden Mutterzellen des Pollens, ähnlich wie bei den Dicotylen; die Theilungen der Mutterzellen sind jedoch denen der Monocotylen insofern ähnlicher, als sie succedan zunächst in zwei Tochterzellen zerfallen, deren jede abermals Zweitheilung erleidet. Die erste Theilungswand wird wie bei den Dicotylen durch langsames Wachsthum einer ringförmigen Zellstoffleiste in der Falte des sich einschnürenden Protoplasmakörpers der Mutterzelle gebildet; innerhalb jeder der beiden Tochterzellen scheint dann aber die zweite Theilung durch simultane Wandbilduug wie bei den Monocotylen zu erfolgen. Die vier jungen Pollenzellen werden nun durch rasche Auflösung der sie umgebenden und sie trennenden Zellwand frei. Die aus ihren Mutterzellen frei gewordenen Pollenkörner sind einzellig und kugelig. Bei ihrem weiteren Wachsthum theilt sich jedoch der von eine Exine und Intine umgebene Inhalt in zwei Zellen, eine grosse und eine kleine, jede mit einem Zellkern versehen. Die Kleine, auf der einen Seite der Intine des Korns anliegend, wölbt sich auf der anderen Seite und wächst so papillenförmig in die Grössere hinein; diese kleinere Zelle erleidet nun noch eine Quertheilung (d. h. parallel der ersten Theilung des Korns), der zuweilen noch eine weitere folgt: so entsteht ein der Intine an einer Seite ansitzender, in den Raum der grossen Zelle hineinragender zwei- bis dreizelliger Körper, ähnlich wie bei den Abietineen, von denen die Ceratozamia jedoch dadurch abweicht, dass hier wie bei den Cupressi-

men, die grosse, durch die erste Theilung des Korns entstandene Zelle zum Pollenschlauch auswächst; der kleine Zellkörper im Korn bleibt dabei unthätig. — Bei Cycas Rumphii, Encephalartos und Zamia zerfällt das Pollenkorn nach De Bary ebenfalls in eine grosse und kleine Zelle, welch letztere sich auch hier noch einmal theilt; auch hier wächst die grosse Zelle zum Pollenschlauch aus. — Die Stelle wo die zum Schlauch sich ausstülpende Intine die Exine durchbricht, liegt dem kleinen Zellkörper (den Nebenzellen des Korns) diametral gegenüber; hier ist die Exine dünner und am trockenen Pollenkorn tief eingefaltet, so dass der Querschnitt des trockenen Korns nierenförmig erscheint; bei Wasseraufnahme, die der Bildung des Pollenschlauches vorausgeht, rundet sich das Korn jedoch wieder ab.

Die Fruchtblätter stehen spiralig oder anscheinend verticillirt, dicht gedrängt an der Axe der weiblichen Blüthe. Die von Cycas wurden oben schon beschrieben; bei Zamia, Encephalartos, Macrozamia und Ceratozamia sind die Carpelle viel kleiner und tragen nur je zwei Samenknospen, eine rechts und eine links an dem schildartigen vorderen Theil, der von einem dünnen Basalstück (Stiel) getragen wird (Fig. 315). — Die Samenknospe ist immer gerade (atrop) und besteht aus einem massiven Knospenkern und einem dicken massiven Integument, welches (abweichend von anderen Phanerogamen) von zahlreichen Fibrovasalsträngen in seiner inneren Schicht durchzogen wird. Die Micropyle wird von einem engen Röhrchen gebildet, in welches sich der Rand des Integuments zusammenzieht und verlängert. Nach neueren Angaben De Bary's scheint noch ein zweites, inneres Integument (bei Cycas revoluta) vorhanden zu sein. — Ueber die Entstehung des Embryosackes, des schon lange vor der Befruchtung mächtig entwickelten Endosperms, der grossen, mit blossem Auge leicht sichtbaren (bei Cycas 4 Millim. langen) Corpuscula und der langen Vorkeimschläuche ist nur wenig bekannt; Hauptsache ist, dass in allen diesen Punkten die Cycadeen mit den Coniferen wesentlich übereinstimmen. Die Corpuscula treten in einem Endosperm in grösserer Zahl auf und erst, wenn die Samenknospe schon eine sehr beträchtliche Grösse erreicht hat; die Vorkeime, aus denen auch hier anfangs mehrere Embryoanlagen entstehen, von denen aber nur eine sich zum Keim entwickelt, lassen sich noch im reifen Samen als ein Knäuel langer Fäden nachweisen, auch die Corpuscula selbst sind noch im reifen Samen kenntlich.

Vermöge der Form und Stellung der Carpelle sind die Samenknospen vor und nach der Befruchtung (mit Ausnahme von Cycas) verdeckt und versteckt; zur Zeit der Bestäubung, die, wie es scheint, durch Insecten vermittelt wird, weichen die Carpelle aus einander, die Micropyle scheidet Flüssigkeit aus, an welcher die Pollenkörner hängen bleiben. Die äussere Schicht der Samenschale wird meist fleischig, die innere hart, der Same also einer Pflaume ähnlich, mit oft lebhaft gefärbter Oberfläche.

B. Die Coniferen[1]).

1) **Keimung.** Das Endosperm umgiebt den Embryo wie ein dickwandiger, am Wurzelende offener Sack; der Embryo liegt gerade gestreckt in der centralen

1) Ueber die Blüthenbildung: Rob. Brown, Verm. Schriften IV, 75. — H. v. Mohl, Vermischte Schriften p. 55 ff. — Schacht, Lehrbuch der Anat. und Phys. II. 433. — Eichler in

Höhlung des Endosperms; sein Axenkörper geht hinten continuirlich in die Ar
der Hauptwurzel über und trägt am Vorderende zwei oder mehr Cotyledo
blätter in einem Quirl, zwischen
nen er mit rundlichem Scl
endigt (Fig. 316 *I*); zwei oppo
Keimblätter haben die Taxir
meisten Cupressineen und Ara
rien; doch kommen bei den Cuj
sineen auch drei- und neunglied
bei Araucarien auch vierglie
Cotyledonarquirle vor, währen
den Abietineen selten zwei, häu
vier oder mehr (bis 15) Keimb
auftreten; diese grössere Co
donenzahl auf Theilung zweier c
nirter zurückzuführen, wie Duch
will, widerspricht den sons
Blattbildungsverhältnissen c
Pflanzen durchaus, zumal dem
figen Auftreten mehrgliedriger (
an der fortwachsenden Keimaxe

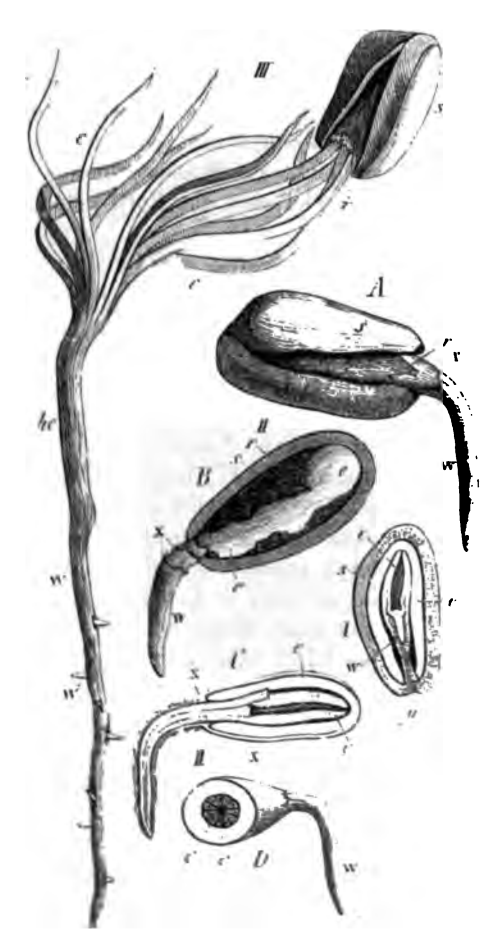


Fig. 316. Pinus Pinea: *I* medianer Längsschnitt des Samens, bei *y* dessen Micropylenende; *II* beginnende Keimung, Austritt der Wurzel. *III* Ende der Keimung, nach Aussaugung des Endosperms (der Same lag zu seicht im Boden und wurde desshalb von den Cotyledonen bei Streckung des Stammes mit emporgehoben). — *A* zeigt die gesprengte Samenschale *s*. *B* zeigt das Endosperm *e* nach Wegnahme der einen Schalenhälfte. *C* Längsschnitt des Endosperms und Keims. *D* Querschnitt desselben bei beginnender Keimung [illegible] die Cotyledonen, [illegible] die Hauptwurzel, *x* der von dieser ausgestülpte [illegible] [illegible] [illegible] der Axe [illegible] Nebenwurzeln; [illegible] Haut [illegible]

Im feuchten Boden liegend scl
das Endosperm an, sprengt die
menschale am Wurzelende des K
welches zunächst durch Verläng
der Axe hinausgeschoben wird
dann zu einer kräftigen absteig
Pfahlwurzel heranwächst, aus
eher in acropetaler Reihenfolge
nach einander Seitenwuzeln he
treten, die sich später verzweig
wird der Grund zu dem meist r
tigen und dauerhaften Wurzels
der Coniferen gelegt. — Nach A
des Wurzelendes strecken sich
die Cotyledonen, schieben ihre
und das dazwischen liegende
ende hinaus, bleiben aber
noch so lange im Endosperm
dieses ausgesogen ist; bei Ara
brasiliensis bleibt das hyp

Flora 1863, p. 33[illegible]. — Ueber die Befruchtung: Hofmeister [illegible]
f. wiss. Bot. I. 167. — Strasburger, Die Befr. der Coniferen [illegible] Jena 18[illegible] — [illegible]
Schacht in Jahrb. f. wiss. Bot. II. 142. — Strasburger [illegible]
man Jenaische Zeitschr. Bd. VI. — Pfitzer [illegible] [illegible]
Heilk. 7. Aug. 1870. — Reinke [illegible] Ueber [illegible]
Nachrichten 1870 p. 33[illegible]

Axenglied kurz und die Cotyledonen im Samen stecken, bei den meisten Coniferen aber verlängert sich jenes endlich stark, macht dabei ein scharfes aufwärts gerichtetes Knie, welches den Boden durchbricht und endlich die Cotyledonen nachzieht; sobald diese am Tageslicht sind, streckt sich das hypocotyle Glied gerade, der Cotyledonarquirl breitet sich aus, und die schon unter der Erde ergrünten Blätter desselben fungiren nun als erste Laubblätter der Keimpflanze, deren Axenscheitel unterdessen eine Knospe mit neuen Blättern gebildet hat (Fig. 316).

2) Wachsthum und äussere Gliederung. Die Terminalknospe des Keimstengels wächst, wenn auch oft mit Unterbrechungen, kräftiger fort als jeder der später auftretenden Seitensprosse. Sie erzeugt so als directe Fortsetzung der Keimaxe den Hauptstamm, der niemals mit einer Blüthe abschliesst, sondern am Gipfel unbegrenzt fortwächst, durch die Thätigkeit eines Cambiummantels sich entsprechend verdickt und so zu einem schlanken Kegel wird, der nicht selten 100, selbst 200 und mehr Fuss Höhe, bei 2—3, selbst 20 Fuss Durchmesser an seiner Basis erreicht. An dieser grossartig entwickelten Keimaxe entstehen die Seitenaxen erster Ordnung, oft periodisch in gipfelständigen Rosetten (Scheinquirlen) oder unregelmässiger vertheilt, um sich in ähnlicher Weise weiter zu verzweigen; im Allgemeinen zeigt jede relative Mutteraxe einen kräftigeren Wuchs als ihre Seitenaxen, die Gesammtform des Verzweigungssystems ist daher, so lange die Hauptaxe kräftig fortwächst, die einer Rispe von conischem oder pyramidalem Umriss. — Während bei den Cycadeen die Verzweigung fast ganz unterdrückt ist, beruht die eigenthümliche Tracht und Schönheit der Coniferen vorwiegend auf ihr, und diess um so mehr, als hier die Blätter immer klein und unscheinbar sind, für den Gesammteindruck der Pflanze nur als Bekleidung der Verzweigungssysteme figuriren. — Die Verzweigung ist immer axillär, aber im Gegensatz zu den Angiospermen entstehen bei den Coniferen bei Weitem nicht in allen Blattaxeln Knospen: bei den Araucarien, Taxus- und Abiesarten u. a. bilden ausschliesslich oder vorwiegend nur die letzten Blattaxeln eines Jahrestriebes Zweige, die sich dann kräftig fortbilden, bei Juniperus communis findet man zwar in den meisten Blattaxeln Knospen, von denen aber nur wenige sich entwickeln; bei Pinus silvestris und Verwandten bilden sich nur in den Axeln der schuppenförmigen Niederblätter, welche der Hauptstamm und die verholzten, dauernden Aeste ausschliesslich tragen, Sprosse, die aber sehr kurz bleiben und je zwei, drei oder mehr Laubblätter (Nadelbüschel) erzeugen, aus deren Axeln keine Seitensprosse hervorkommen; bei Larix, Cedrus, Salisburya entspringen aus zahlreichen, aber bei Weitem nicht aus allen Laubblattaxeln Knospen, von denen einzelne sich kräftig verlängern und zur Fortbildung des Hauptgeästes dienen, andere aber sehr kurz bleiben und jährlich eine neue Blattrosette ohne Seitenknospen bilden; auch bei den Thujen und Cypressen, die sich durch eine sehr reichliche Verzweigung auszeichnen, ist doch die Zahl der kleinen Blätter viel grösser als die der Axelsprosse. — Viele Coniferen zeigen eine sehr regelmässige Stellung der zur Entwickelung kommenden Aeste und Zweige, die zugleich durch ihre relativen Grössenverhältnisse die Regelmässigkeit des Ganzen erhöhen: An dem aufrechten praedominirenden Hauptstamm entstehen die Zweige erster Ordnung oft in mehrgliedrigen Scheinquirlen, je einer am Schluss einer Vegetationsperiode, an denen sich dasselbe nicht selten wiederholt (Pinus silvestris, Araucaria

brasiliensis, besonders auch Phyllocladus trichomanoides u. v. a.); häufiger tritt an den horizontalen Aesten erster Ordnung die Neigung zu bilateraler Auszweigung hervor (Abies pectinata), und nicht selten werden ausser diesen kräftigen Aesten, welche das Hauptgerüst des Baumes aufbauen, noch kleinere zwischen hinein gebildet (Abies excelsa). In vielen Fällen ist Stellung und Wachsthum der Zweige unregelmässiger, am meisten entfernen sich von jenem Typus aber die Cupressineen, zumal Cupressus, Thuja, Libocedrus, bei denen die schon am Hauptstamm hervortretende Neigung zu bilateraler Verzweigung [1]) an den Seitensprossen zu voller Geltung kommt; Zweigsysteme von 3—4 Sprossordnungen entwickeln sich in einer Ebene und zwar so, dass ein derartiges System einen bestimmten Gesammtumriss und ungefähr das Ansehen eines mehrfach gefiederten Blattes annimmt; bei Taxodium entstehen die Laubblätter zweireihig an dünnen, wenige Zoll langen Zweigen, welche bei T. distichum im Herbst sammt ihren Blättern abfallen, wodurch sie selbst gefiederten Blättern noch ähnlicher werden; Phyllocladus endlich erzeugt an allen quirlig gestellten Sprossen nur kleine farblose Schuppenblättchen, aus deren Axeln aber unterhalb der Terminalknospen Quirle von Sprossen mit begrenztem Wachsthum entspringen, die ihre bilateralen Seitensprosse in Form flacher, gelappter Laubblätter entwickeln. Diese Andeutungen, so dürftig sie auch sind, mögen genügen, den Anfänger auf diese der Betrachtung übrigens leicht zugänglichen Verhältnisse der Verzweigung aufmerksam zu machen.

Die Blätter sind (abgesehen von denen der Blüthen) an einer Pflanze entweder sämmtlich chlorophyllhaltige Laubblätter, wie bei Araucaria, Juniperus, Thuja u. a.; oder sämmtlich farblose oder bräunliche Schuppen wie bei Phyllocladus, wo die Laubblätter durch blattähnliche Sprosse (Phyllocladen) ersetzt werden; oder endlich kommen häufig Schuppen und Laubblätter gleichzeitig vor, und zwar an denselben Sprossen wie bei Abies, wo die Schuppen nur als Knospenhüllen fungiren; oder beide Blattformen sind auf verschiedene Axen vertheilt, wie bei den echten Kiefern, deren dauernde verholzende Sprosse nur häutige Schuppen, aus den Axeln derselben aber sterile kurze, später absterbende Laubsprosse erzeugen. — Die Laubblätter der Coniferen sind meist klein, mehr einfach geformt und kaum gegliedert; am kleinsten und zugleich zahlreichsten sind sie bei den Cupressineen, wo sie die Zweigaxen dicht bedecken (Thuja, Cupressus u. a); grösser, an der Axe schärfer abgegliedert, schmal und verhältnissmässig dick, meist prismatisch kantig (nadelförmig) sind sie bei den meisten Abietineen, Taxus, Juniperus; Mittelformen zwischen diesen Nadeln und den breitaufliegenden Blättern der Thujen sind bei Araucaria excelsa u. a. zu finden. Bei den Podocarpen und Dammara werden die Blätter schon breiter, flächig, und bei Salisburya werden die gestielten, breiten, flachen Blätter sogar zweilappig mit tief eingebuchteter Spitze wie durch dichotomische Theilung. — Nicht selten, zumal bei den Cupressineen sind die Laubblätter der verlängerten Keimaxe anders geformt als die derselben Axe in grösserer Höhe und an den Seitensprossen, jene z. B. bei Thuja, Juniperus virginiana, Cupressus u. a. frei abstehend, nadel-

1) Auch bei vielen Abies- und Pinus-Arten tritt die Neigung zu bilateraler Ausbildung an den horizontalen Seitensprossen hervor, indem die spiralig gestellten Blätter derselben sich nach rechts und links überneigen und so zwei kammförmige Reihen bilden.

förmig, ziemlich gross, diese sehr klein, der Zweigaxe dicht anliegend; nicht selten treten diese Jugendblätter auch an einzelnen Zweigen erwachsener Pflanzen auf. — Die Sprossaxe ist innerhalb der Knospe mit Blattbasen so dicht besetzt, dass eine freie Oberfläche der Axe zwischen ihnen nicht zum Vorschein kommt; wenn nun bei der Entfaltung der Knospe die Axe sich auch beträchtlich streckt, so wachsen doch gewöhnlich die Blattbasen derart in Länge und Breite mit, dass sie auch des gestreckten Sprosses Oberfläche ganz bedecken, sie mit einer grünen Rinde bekleiden, an deren Felderung man die zu den einzelnen Blättern gehörigen Theile leicht erkennt; es tritt diess besonders deutlich bei den Araucarien, vielen Pinusarten, aber auch sonst sehr allgemein hervor; bei den Thujen, Cupressen, Libocedrus u. a. ist die Sprossaxe ebenfalls mit diesen Blattkissen vollständig bedeckt, die freien Theile der Blätter sind aber sehr klein und springen oft nur als kurze Spitzen oder Höcker hervor. — Die Blattstellung ist bei den Abietineen, Taxineen, Araucarien, Podocarpen u. a. spiralig; die Cupressineen bilden Quirle, die oberhalb der Cotyledonen meist drei- bis fünfzählig sind, höher an der Hauptaxe meist weniger Glieder enthalten, die Seitenaxen beginnen gewöhnlich sogleich mit decussirten Paaren, die bei bilateralen Sprossen abwechselnd kleiner und grösser sind (Callitris, Libocedrus); bei Juniperus und Frenela sind die Quirle auch der Seitenaxen 3—5zählig und alternirend; die Blattpaare von Dammara kreuzen sich unter spitzem Winkel. — Die Laubblätter der meisten Coniferen sind sehr dauerhaft und können viele Jahre alt werden, indem ihre Blattkissen der Umfangszunahme der Axen lange Zeit folgen; bei Larix und Salisburya fallen die Blätter allein, bei Taxodium distichum sammt ihren Tragaxen im Herbst ab.

3) Die Blüthen der Coniferen sind immer diclinisch und zwar entweder monöcisch wie bei den Abietineen, Thuja, oder diöcisch wie bei Taxus, Salisburya, Juniperus communis; gewöhnlich sind die männlichen weit zahlreicher als die weiblichen. Sie sind niemals am Hauptstamm terminal, wodurch sie sich von denen der Cycadeen unterscheiden, selbst die grösseren verholzenden Zweige tragen nur selten, wie bei Abies excelsa, terminale (hier nur weibliche) Blüthen; gewöhnlich sind es kleine Laubsprosse letzter Ordnung, welche die Blüthen terminal bilden, oder kräftigere Laubsprosse, aus deren Blattaxeln sie entstehen; bei Thuja z. B. treten männliche und weibliche Blüthen am Ende kleiner kurzer Laubsprosse der bilateralen Sprosssysteme auf, bei Taxus und Juniperus erscheinen sie dagegen in den Laubblattaxeln grösserer Sprosse; bei Abies pectinata erscheinen beide auf der Unterseite von Sprossen höherer Ordnung am Gipfel älterer Bäume, beide in den Axeln von Laubblättern, die weiblichen vereinzelt, die männlichen zahlreich; die Blüthen von Pinus silvestris und verwandten Arten treten an Stelle der kleinen Laubzweige (Blattbüschel) in den Axeln der Niederblätter fortwachsender Holztriebe auf, die männlichen meist zahlreich, einen vom Muttersspross durchwachsenen Blüthenstand darstellend, die weiblichen gewöhnlich mehr vereinzelt. Bei Salisburya erscheinen die Blüthen ausschliesslich an den seitlichen Kurztrieben, welche jährlich neue Blattrosetten bilden, in den Axeln der Laubblätter oder der inneren Knospenschuppen (Fig. 317 *A* und *B*).

Der unter den Geschlechtsorganen befindliche Theil der Blüthenaxe ist bei dem weiblichen Taxus, Juniperus u. a. mit Schuppen- oder Laubblättern dicht besetzt (Fig. 318, 319), bei den Abietineen, Salisburya, dem männlichen Taxus, bei Podocarpus u. a. aber als nackter Stiel entwickelt, (Fig. 317 *A*, *B*). Mit der

Blüthe der Cycadeen theilt die der Coniferen die Eigenschaft, dass die Axe wo sie mit Geschlechtsorganen besetzt ist, sich verlängert; sind diese zah so erscheint die ganze Blüthe lang zapfenförmig, äusserlich einem sogen. Blü kätzchen (Amentum) ähnlich, und von dem oberflächlichen Sprachgebrauch Systematiker wird sie in der That so bezeichnet, obwohl das Amentum m Dicotylen eine Inflorescenz, das scheinbare Kätzchen der Coniferen eine ei Blüthe ist. — Während bei den Angiospermen der Blüthenspross gewöhnli vorn herein eine sehr eigenthümliche Ausbildung erfährt, das die Blüthe tragende Axenstück (der Blüthenboden) sehr kurz bleibt, sich verbreite Blüthenblätter und Geschlechtsorgane in Stellungen auftreten, welche von



Fig. 317. Salisburya adiantifolia (nat. Gr.). *A* ein seitlicher kurzer Laubspross mit weibl. Blüthen, nackten Axen die Samenknospen *sk* sitzen; *B* eine männliche Blüthe. *C* ein Theil dieser vergrössert, *a* säcke; *D* Längsschnitt einer Samenknospe von A vergr. — *E* ein reifer Same neben einem abortirte Blüthenaxe.

der vegetativen Blätter meist weit abweichen, ist dagegen der Unterschi Blüthe und eines vegetativen Sprosses bei den Coniferen weit geringer; diess besonders in den Stellungsverhältnissen der Blätter hervor; sind vegetativen Zweige spiralig geordnet, so sind es auch meist die der Blüt z. B. bei den Abietineen; sind jene dagegen, wie bei den Cupressineen, in nirenden Quirlen vorhanden, so stehen auch die Staubblätter und Frucht bei Juniperus communis selbst die Samenknospen (als Vertreter ganzer Bla alternirenden Quirlen; doch machen sich zuweilen auch grössere Untersch der Blattstellung des Blüthensprosses gegenüber den Laubsprossen beme wie bei Taxus.

Die männlichen Blüthen bestehen immer aus einer deutlich verlän mit Staubblättern besetzten Axe, die oben mit nacktem Scheitel endigt (Fig. Die Staubblätter sind meist zarter und anders gefärbt als die Laubblätte gewöhnlich in einen dünnen Stiel und eine schildförmige Lamina gegliede auf ihrer Unterseite die Pollensäcke trägt; so z. B. bei Taxus, den Cupres Abietineen (Fig. 318 *B*, 319 *A*, *B*, 320 *A*); doch kann die flächige Ausb

Ende des Stiels auch ganz fehlen, wie bei Salisburya (Fig. 317 *C*), wo sie auf kleines Knötchen reducirt ist, an welchem die Pollensäcke hängen. — Dass Träger der Pollensäcke bei den Coniferen unzweifelhaft metamorphosirte tter sind, geht nicht nur aus ihrer Form, sondern noch mehr aus ihren bereits edeuteten Stellungsverhältnissen hervor. Wenn die Staubblätter der Cycadeen



. Taxus baccata: *A* männliche Blüthe (vergr.), die Pollensäcke; *B* ein Staubblatt von unten mit ten Pollensäcken; *C* Stück eines Laubsprosses ubblatt *b*, aus dessen Axel die weibliche Blüthe ingt: *s* dessen Schuppenhülle, *sk* die terminale knospe; *D* Längsschnitt desselben, vergr.; *i* Inent, *kk* Kern der Samenknospe, bei *x* eine axildimentäre Samenknospe: *E* Längsschnitt durch eiter entwickelte Samenknospe vor der Befruch- *i* Integument, *kk* Knospenkern, *e* Endosperm, *m* Arillus, *s* obere Hüllblätter.



Fig. 319. Juniperus communis. *A* Längsschnitt der männlichen Blüthe, *B* ein Staubblatt von vorn und aussen (die obere Figur) und eines von innen und hinten (die untere Figur) gesehen; *C* Längsschnitt der weiblichen Blüthe. *a* die Pollensäcke, *s* die schildförmige Lamina des Staubblattes, *b* untere Blätter der Blüthenaxe, *c* Carpelle, *sk* Samenknospe, *kk* Knospenkern, *i* das Integument (*A* und *C* etwa 12mal vergr.).

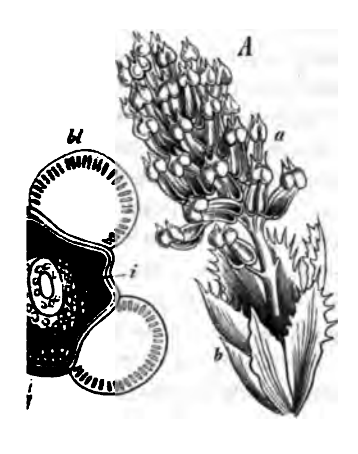
gewiss mehr als bloss habituelle Aehnlichkeit mit sporangientragenden Farnern aufweisen, so können die der Coniferen vielleicht eher mit den Sporangienn der Equiseten verglichen werden, und nicht selten, wie bei Taxus, Juni u. a. tritt die Aehnlichkeit der männlichen Blüthe mit dem Sporangienstand chachtelhalme ebenso sehr im äusseren Ansehen hervor, wie nach morphoben Grundsätzen betrachtet in der That eine überraschende Uebereinstimwirklich besteht. — Die Pollensäcke, über deren Entwickelung und Structur wenig bekannt ist, hängen meist mit schmaler Basis an der Unterseite ihres

Trägers und sind unter sich nicht verwachsen; ihre Zahl ist immer viel gering als bei den Cycadeen, aber viel variabler als bei den Angiospermen: bei Taxu baccata trägt der schildförmige Theil des Staubblattes 3—8, bei Juniperus commu nis und den meisten Cupressineen drei rundliche Pollensäcke (Fig. 318, 319); d von Abies, Pinus und Verwandten liegen zu je zwei parallel oder schief nebe einander, rechts und links unter dem Schildchen am Träger hinablaufend, de hier dem Connectiv der Angiospermen ähnlich ist; bei Araucaria und Dammar dagegen hängen die langen, wurstförmigen Pollensäcke in grösserer Zahl nebe einander unter dem Schildchen frei herab. — Die gewöhnlich zarte Wand de Pollensäcke springt endlich der Länge nach auf und entlässt die Pollenkörner, di hier in ausserordentlich grosser Zahl erzeugt werden, da es meist darauf ankommt dass sie durch den Wind auf die weiblichen Organe desselben, oder eines ander Baumes hingeweht werden. Die an die Micropyleöffnung der Samenknospen zu fällig anliegenden Pollenkörner werden hier durch einen hervortretenden Tropfe von Flüssigkeit festgehalten, die um diese Zeit den Micropylecanal erfüllt, dann aber eintrocknet und dabei die aufgefangenen Pollenkörner bis auf den Knospen kern hinabzieht, wo sie alsbald ihre Pollenschläuche in das gelockerte Gew desselben eintreiben. Bei den Taxineen, Cupressineen, Podocarpeen genügt Einrichtung, da die Micropylen frei nach aussen ragen, bei den Abietineen, w zwischen den Tragschuppen und Deckblättern mehr versteckt sind, bilden selbst zur Zeit der Verstäubung geeignete Canäle und Rinnen, durch welc Pollenkörner den safterfüllten Micropylen zugeleitet werden (vergl. Strasb l. c.). — Die grosse Zahl und Leichtigkeit der Pollenkörner begünstigt die Ueb tragung selbst auf beträchtliche Strecken durch den Wind; bei den echten Kief und den Podocarpeen wird ihre Flugfähigkeit noch durch blasige, hohle Auftr bungen der Exine unterstützt, die in Fig. 321 *IV*, *V* dargestellt sind.

Die schon erwähnten Theilungen im Pollenkorn der Coniferen si noch immer ziemlich mangelhaft bekannt, und besonders jetzt, wo wir dur Millardet's Arbeiten das männliche Prothallium der Selaginellen und Isoëten näh kennen, wären erneute Untersuchungen dieser Vorgänge zur genaueren Vergl chung mit jenem erwünscht. — Nach Schacht entsteht bei Taxus, Thuja, C pressus nur eine Theilungswand (Fig. 321 *A*), quer zum Längsdurchmesser Korns und so, dass die eine Tochterzelle viel kleiner ist als die andere; grössere von beiden wächst zum Pollenschlauch aus. Bei Larix, Pinus, Ab Podocarpus bilden sich zuerst ebenfalls zwei Theilzellen von sehr verschied Grösse; die Querwand aber wölbt sich in den Raum der grösseren hinein; ausgewölbte Theil (die Papille der kleineren Zelle) wird nun durch eine Q wand abgeschnitten, und so eine dritte, im Raum der grossen Theilzelle lieg Zelle erzeugt, die am Scheitel fortwächst und sich nochmals theilt; es entsteht im Raum des Pollenkorns ein 3—4zelliger Körper (Zellreihe), der mit sehr kle Basalzelle der Pollenwand ansitzt, dessen anschwellende Scheitelzelle (Fig. 32 endlich zum Pollenschlauch auswächst. Die Basalzellen dieses Körpers erschein nachdem sie ihren Inhalt verloren haben, (bei Pinus, Abies) als enge Spalten der dicken Haut des Korns, ein Verhalten, welches wohl noch der weiteren A klärung bedarf (vergl. Fig. 320 *B*, *q* und 321 *IV* neben *e*). — Eine das Poll korn der Coniferen von dem der Angiospermen unterscheidende Eigenthümlich keit liegt in der Zerreissung und endlichen Abstreifung der Exine (cuticula) dur

fquellende Intine desselben (Fig. 321 *I*, *II*, *III*); auch in dieser scheinbar eutenden Thatsache macht sich wieder eine Aehnlichkeit mit den Micro-ı, und speciell mit denen der Marsiliaceen bemerklich, bei denen das auf-nde Endosporium ebenfalls aus dem Exospor hervortritt.

)er Bau der weiblichen Blüthen ist in den verschiedenen Abthei-ı der Coniferen sehr verschieden, und in manchen Fällen ist man selbst über eutung der einzelnen Theile in Zweifel; besonders ist die Stellung der ıknospen, soweit man aus vorgerückteren Entwickelungszuständen urtheilen



Abies pectinata: Aeine männliche Blüthe, .nospenschuppen, ein Perigon darstellend, ıbblätter. *B* ein Pollenkorn nach Schacht; lesselben, welche die beiden grossen bla-sigen Aufschwellungen *bl* bildet.

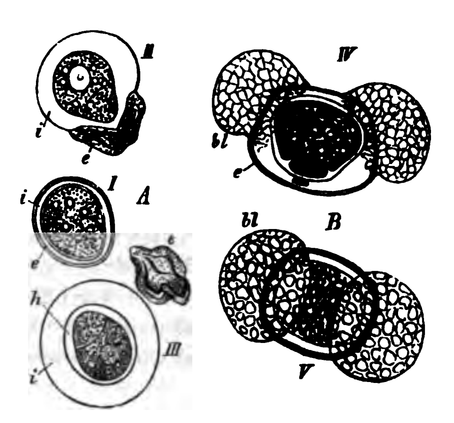


Fig. 321. *A* Pollen von Thuja orientalis vor dem Verstäuben; *I* frisch, *II*, *III* in Wasser liegend, wo die Exine *e* durch Quellung der Intine *i* abgestreift wird. — *B* Pollen von Pinus Pinaster vor dem Verstäuben; *e* die Exine mit ihren blasigen Aufschwellungen *bl* (550).

sehr variabel, und damit hängt wieder zusammen, dass man über das, was arpell zu nennen sei, verschiedener Meinung sein kann. Die folgende Dar-ıg dieser Verhältnisse, die sich bei der gebotenen Kürze jeder eingehenden sion enthalten muss, schliesst sich der Beobachtung vorgerückterer Ent-ungszustände unmittelbar an; möglich, dass die directe Beobachtung der ten Anlage Manches daran ändern wird.

axineen. Die weiblichen Blüthen von Taxus entspringen aus Laubblatt-estreckter Holztriebe in Form kurzer Sprösschen mit decussirten, schuppen-ich deckenden Vorblättern (Fig. 318 *C*, *D*); die Sprossaxe endigt in einer inend terminalen Samenknospe, deren Kern als Vegetationskegel jener er-. — Bei Salisburya entspringen die weiblichen Blüthen aus den Laubblatt-eitlicher Kurztriebe, die jährlich neue Blattrosetten (Fig, 317 *A*) hervor-ı; die einzelne Blüthe besteht aus einer stielartig verlängerten Axe, die ınter ihrem Scheitel zwei, seltener drei seitliche Samenknospen trägt. bei dieser noch der vorigen Gattung finden sich Blattgebilde neben der knospe, die man ihrer Stellung oder ihrem sonstigen Verhalten nach als le deuten könnte. — Die Gattung Podocarpus entwickelt kleine Blüthen-:hen, welche bei P. chinensis aus Laubblattaxeln (Braun), bei P. chilena

aus Axeln von sehr kleinen Schuppenblättchen (am Ende gestreckter Laub hervortreten; sie bestehen aus einem unten dünnen stielartigen, oben keuli geschwollenen Axengebilde, welches drei Paar decussirter, sehr kleiner Scl chen trägt; zwischen dem oberen Paar endigt die Blüthenaxe, aus den des mittleren entspringen die hier anatropen Samenknospen, mit ihrer al gekrümmten Micropyle der Blüthenaxe zugewendet; gewöhnlich abortirt die eine, und die Blüthe bleibt einsamig. — Bei Phyllocladus verwandeln si unteren Seitenzweige der blattartig bilateral verzweigten Sprosssysteme in liche Blüthen, die sich auf einem Stiel erhebend oben keulig anschwellen, den Axeln kleiner Blättchen die grossen Samenknospen stehen (diess nacl Abbildung bei Decaisne und le Maout). Bei diesen beiden Gattungen könn kleinen Schuppen, aus deren Axeln die Samenknospen entspringen, als C betrachtet werden, wenn man es für nöthig hält, solche überhaupt anzune

Cupressineen. Die Samenknospen von Juniperus communis (Fig. stehen als dreigliedriger Wirtel unter dem nackten Axenende der Blüthe, kleines Sprösschen aus einer Laubblattaxel entspringt, und deren Axe dre rige Blattquirle trägt; die Samenknospen alterniren anscheinend mit dem dreigliedrigen Blattquirl und würden so ihrer Stellung nach selbst als me phosirte Blätter zu betrachten sein; die Blätter des oberen mit ihnen alterni Quirls schwellen nach der Befruchtung an, werden unter sich verwachsen schig, und bilden die Pulpa der blauen Wacholderbeere, in welcher die Samen gänzlich eingeschlossen sind, sie können daher als Carpelle bezeichne den. — Bei den anderen Cupressineen besteht die Blüthe aus decussirten oder dreigliedrigen) Quirl Blättern, die nach der Be tung kräftig heranwachsen beträchtliche Grösse er und die Samen einhüllen Fruchtgehäuse darsteller man daher mit Recht al pelle oder Fruchtblätter b nen kann; bei Sabina i Gehäuse wie bei Juniperi schig, beerenartig; bei a (Thuja, Cupressus, C Taxodium) dagegen ve die Carpelle und bilden sich in Form gestielter Schilder oder seitlich l dinal zusammenschliessender Klappen (Frenela) aus, die während der S entwickelung sich dicht an einander legen, später aber aus einander weich die reifen Samen ausfallen zu lassen. Die Samenknospen der Cupressineen zuweilen scheinbar in den Axeln der Carpelle; es ist aber zuweilen deutlic sie aus diesen selbst, tief unten an ihrer Insertion, oder auch höher ob springen; sie sind aufrecht gestellt. Bei Sabina und Callitris quadrivalvis (Fi sind nur zwei Paar gekreuzter Carpelle während der Blüthezeit sternförmi einandergeschlagen; die Samenknospen stehen bei Sabina zu zwei in den der beiden unteren Carpelle, rechts und links von deren Mediane, nicht abortiren einige. Bei Callitris quadrivalvis sind je zwei an einem der

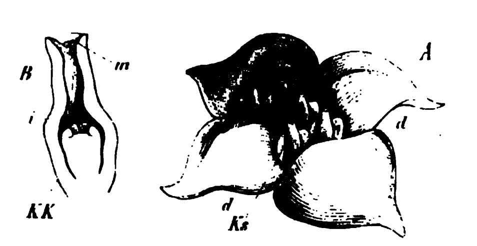


Fig. 322. Callitris quadrivalvis: A die weibliche Blüthe, vergrössert; dd zwei Paar decussirter Blätter (die Carpelle), in deren Axeln sechs Samenknospen Ks sitzen. — B eine der Samenknospen, senkrecht auf ihre breitere Seite längs durchschnitten; kk der Knospenkern, noch ohne Embryosack, i das röhrenförmig verlängerte Integument mit der Micropyle m.

pelle und zwei höher stehende vorhanden, deren Stellung durch die Entkelungsgeschichte noch aufgeklärt werden muss. Bei Thuja, Cupressus sind 4 Paar gekreuzter Carpelle, bei Taxodium mehr vorhanden; an der Basis der ileren Carpellpaare sitzen bei Thuja und Taxodium je zwei rechts und links der Mediane entspringende, aufrechte Samenknospen, bei Cupressus ist ihre l auf jeder Carpellbasis beträchtlich. Bei Arceuthos drupacea und Frenela rucosa bestehen die Früchte (der Würzburger Sammlung) aus alternirend dreidrigen Quirlen von Carpellen, welche bei der letzteren Art nach der Samene wie eine sechsklappige Kapsel sich öffnen; jedes Carpell ist hier auf seiner enseite zu einer von der Basis bis zur Spitze emporsteigenden dicken Placenta eschwollen, welche zahlreiche, geflügelte Samen, je drei neben einander in er Querreihe trägt; solcher Querreihen sind 4—6 an einem Carpell, dessen ize Innenseite bis nahe zur Spitze hin also Samen trägt.

Soweit die Stellungsverhältnisse der Blüthentheile, ohne auf die frühesten tände zurückzugehen, gedeutet werden können, zeigt sich also schon in den len Familien der Taxineen und Cupressineen eine grosse Mannigfaltigkeit; die enknospe ist terminal bei Taxus, lateral unter dem Axenscheitel bei Salisya, Fruchtblätter scheinen ganz zu fehlen. Bei Podocarpus und Phyllocladus l solche wohl als kleine Schüppchen, aus deren Axeln die Samenknospen entingen, angedeutet; aber sie bleiben klein und bilden auch später kein Fruchtäuse. Ein solches entsteht in Form einer Beere oder einer holzigen gefächerten cht bei den Cupressineen nach der Befruchtung indem die fleischigen Carle wirklich verwachsen, (Juniperus, Sabina) oder die verholzenden seitlich t mit ihren schildartigen Verbreiterungen zusammen schliessen (Cupressus, ja, Callitris) oder wie die Klappen einer einfächerigen Kapsel sich verhalten enela); die Carpelle sind aber anfangs auch hier ganz offen. Bei Juniperus nmunis bilden die Samenknospen einen mit ihnen alternirenden Quirl, bei den leren stehen sie zu zwei oder mehr auf der Basis der Carpelle oder deren ganze enseite bedeckend (Frenela).

Bei den Abietineen sind die bekannten Zapfen (Tannenzapfen, Kieferfen) die weiblichen Blüthen (resp. Früchte). Der Zapfen ist ein metamorphoer Spross, dessen Axe zahlreiche, dichtgedrängte, schraubig gestellte, vertende Schuppen trägt, an denen die Samenknospen selten zu je einer, meist zweien, zuweilen zu mehreren entstehen. Bei den Abietineen im engeren ne (Abies, Picea, Larix, Cedrus, Pinus) sind die samentragenden Schuppen g. 323 *A*, *B*, *s*) scheinbar axilläre Gebilde in den Winkeln kleiner Blätter (*c*), lche aus der Zapfenaxe entspringen; die Beobachtung sehr junger Zapfen von ies pectinata zeigt aber, dass die samentragende Schuppe als eine Protuberanz s sogen. Deckblattes (*c*) selbst an dessen Basis entsteht, also nicht axillär ist. ihrend diess später nur wenig oder gar nicht fortwächst, vergrössert sich diese e Excrescenz gewaltig und erzeugt auf ihrer Oberseite die beiden Samenknosn, die ihr mit der einen Seite angewachsen sind und ihre Micropyle der Zapfen- zukehren; die samenentragende Schuppe dieser Gattungen ist daher als eine chtig entwickelte Placenta zu betrachten, welche aus einem an sich kleinen r selbst verkümmernden Fruchtblatt (Carpell *c* in Fig. 323) hervorwächst [1].

1 Braun und mit ihm Caspary und Eichler betrachten die samentragende Schuppe bei us und Larix selbst als eine Blüthe, d. h. als eine mit ihren beiden Fruchtblättern ver-

Demnach ist der ganze Zapfen eine Blüthe mit zahlreichen, kleinen, offe pellen (den bisher sogen. Deckblättern), die von ihren samentragenden P (Schuppen) im Wachsthum weit überholt werden. — Auch bei den ander tineen, deren weibliche Blüthen ich untersuchen Gelegenheit hatte, ist n Beschreibungen zu urtheilen, der Zap Einzelblüthe mit zahlreichen, schraub ordneten, samentragenden Schuppen, nicht von Tragblättern gestützt sind, aus der Zapfenaxe unmittelbar hervor und daher selbst Blätter und zwar Fruc (Carpelle) sind. »Die Schuppen eines sind bei ihnen sämmtlich gleicher Art, den nur einzelne offene Carpelle, un man nicht den Begriff der Blüthe v will, so muss man die Vereinigung der nämlichen Axe, den ganzen Zapf als eine Einzelblüthe betrachten, wie di bei den Araucarien, den Cupressineen männlichen Kätzchen sämmtlicher Co gefordert werden muss« sagt Eichler (p. 377) in Bezug auf Dammara, Cunir Arthrotaxis und Sequoia. Bei Arauca jede Schuppe (Carpell) nur eine Samer die von ihr, nach Eichler, so umhüll dass nur die der Zapfenaxe zugekehrt pyle einen offenen Zugang behält; l ninghamia sind drei, bei Anthrotaxis fünf, bei Sequoia fünf bis sieben Samenk bei Sciadopitys selbst sieben bis acht a Schuppe vorhanden; sie kehren auch Micropyle der Zapfenaxe zu. Bei Damma die Schuppe nur eine Samenknospe, gleich denen von Sequoia und Sciadopit Endlicher) nahe der Spitze entspringt herabhängt.

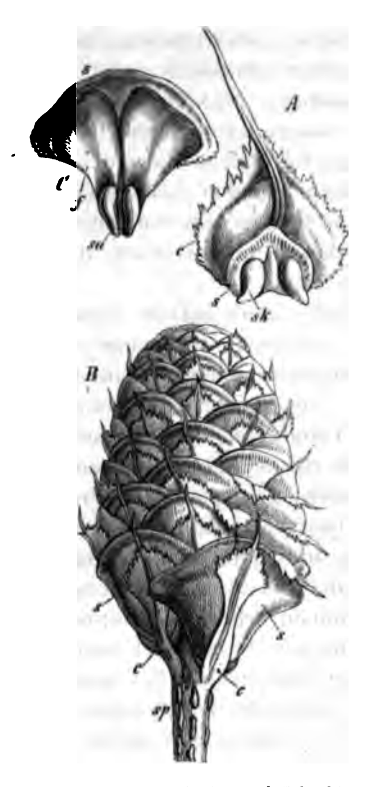


Fig. 323. Abies pectinata (nach Schacht): *A* ein von der weiblichen Blüthenaxe abgelöstes Blatt von oben gesehen, mit der samentragenden Schuppe *s*, an dieser die Samenknospen *sk* (vergr.); *B* oberer Theil der weiblichen Blüthe (des Zapfens) im ausgewachsenen Zustande; *sp* Spindel des Zapfens (Blüthenaxe), *c* Blätter derselben, *s* die sehr vergrösserten samentragenden Schuppen. — *C* eine reife samentragende Schuppe *s* mit den beiden Samen *ss* und ihren Flügeln *f* (verkleinert).

Die Samenknospen sind, wie schon gelegentlich angedeutet wu den Podocarpen anatrop und mit zwei Integumenten versehen; die der

schmolzene kurze Axe, die in der Axel des Deckblattes (*c* unserer Fig.) stehen soll. wäre der Zapfen dieser Gattungen, abweichend von dem der anderen Coniferen und eine Inflorescenz (vergl. Caspary in Ann. des sc. nat. IV. Serie. XIV, p. 200 und Fl p. 377), wogegen ich mich bereits in der 1. Aufl., p. 427 ausführlicher ausgesproch — Die samentragende Schuppe selbst als ein Carpell zu betrachten, hätte bei Pinus keinen Sinn. — Auch den neueren Ausführungen Mohl's gegenüber (Bot. Zeitg. 18 kann ich mich nicht entschliessen, die samentragende Schuppe der echten Abietine aus zwei Blättern eines unentwickelten Zweiges verwachsenes Gebilde zu halten.

1) Eichler glaubt hiervon Cephalotaxus und Podocarpus ausnehmen zu müssen

feren sind grade (atrop) und besitzen nur ein Integument; bei den Cupressi- und Taxineen stehen sie frei aufrecht, bei den Abietineen umgekehrt, mit Micropyle der Basis der Tragschuppe zugekehrt und dieser gewöhnlich einer- angewachsen; ein Funiculus fehlt in diesen Fällen, und die Samenknospe eht nur aus dem kleinzelligen Knospenkern und einem Integument, das ihn hoch überragend einen verhältnissmässig weiten und langen Micropylecanal et, durch den die Pollenkörner bis auf den, zuweilen eingesenkten Scheitel Knospenkerns gelangen (Fin. 317, 318, 319, 322). Durch seitliche Aus- se des Integuments erscheint die Samenknospe und später der Same nicht n beiderseits geflügelt, wie bei Callitris quadrivalvis (Fig. 322), Frenela u. a.; flügelartige Anhang des Samens von Pinus und Abies dagegen entsteht durch sung einer Gewebeplatte von der samentragenden Schuppe, die in Zusammen- g mit dem reifen Samen sich von dieser trennt.

Der Embryosack entsteht durch bedeutende Vergrösserung einer Gewebe- e des Knospenkerns, die ungefähr in der Axe desselben und gewöhnlich tief n, weit entfernt von der Kernwarze liegt. Bei den Abietineen und Juniperus teht der Embryosack sogar unterhalb der Stelle, wo das Integument vom spenkern sich trennt; hier ist es auch gewöhnlich nur eine Zelle, die sich zum ryosack umgestaltet, während bei Taxus nach Hofmeister immer mehrere ryosäcke angelegt werden, indem einige über einander liegende Zellen einer n axilen Reihe sich vergrössern, isoliren und mit Protoplasma füllen; ge- lich wächst aber nur eine derselben weiter fort, um den bleibenden Embryo- zu bilden. — Der Kern des Embryosackes wird bald resorbirt, worauf in wandständigen Protoplasma neue Kerne auftreten, um welche sich freie n bilden; bald schliessen diese Zellen seitlich an einander, sie wachsen in r Richtung und theilen sich so, dass der Embryosack mit einem parenchy- chen Gewebe erfüllt wird. Bei den Coniferen mit zweijähriger Samenreife, Pinus sylvestris und Juniperus communis, wird das im ersten Sommer gebil- Endosperm im Frühjahr wieder aufgelöst, die Protoplasmakörper der pri- n Endospermzellen isoliren sich durch Verflüssigung ihrer Zellwände und n durch Theilung neue zahlreiche Zellen, die den unterdess stark an Um- zunehmenden Embryosack von Neuem mit parenchymatischem Gewebe er- n (im Mai des zweiten Jahres).

So wie die ersten Endospermzellen entstehen nach den neuen Untersuchungen sburger's auch die Mutterzellen der Archegonien (Corpuscula) durch freie bildung im Embryosack; in ihnen unterbleiben aber die Quertheilungen, h welche jene zu einem vielzelligen Gewebekörper heranwachsen; sie ver- ern sich dagegen stärker und theilen sich nahe an dem Ende, wo sie den bryosack berühren; es entsteht so eine grosse innere (untere) Zelle, die Cen- elle des Archegoniums, und eine obere kleine, dem Embryosack anliegende, welcher der Halstheil des Archegoniums sich bildet[1]; dieser bleibt bei Abies densis einfach, einzellig, und verlängert sich beträchtlich, der Umfangszu- des umgebenden Endosperms entsprechend; gewöhnlich aber theilt sich prüngliche Halszelle in mehrere Zellen, die entweder nur in einer Fläche

1) Eine etwas abweichende Beschreibung der Entstehung des Corpusculums giebt Hof- ster (Vergl. Unters. 129).

liegen (Fig. 324 *d*, 325 *d*), oder mehrere über einander liegende Etager (wie bei Abies excelsa und Pinus Pinaster); von oben gesehen erschei Halszellen als viertheilige oder, wie bei Abies excelsa, als achttheilige Die durch die älteren Untersuchungen Hofmeister's bereits constatirte Anal Corpuscula mit dem Arch der Gefässkryptogamen neuerdings von Strasburg einen Schritt weiter geförc sofern dieser Beobachte die Bildung einer Canalz mittelte; nach ihm wird c des protoplasmatischen der grossen Centralzelle, unmittelbar unter dem l (den sog. Deckzellen) lieg Theilung von dem übrige sondert und so, kurz vor fruchtung (d. h. vor de treffen des Pollenschlau Endosperm), eine kleine 7 zeugt, die der bei den kryptogamen mehrfach erw später verschleimenden Ca offenbar aequivalent ist Abies canadensis und exc wie bei Pinus Larix ist di nalzelle nach Strasburg deutlich, dagegen nur s abgegrenzt vom übriger der Centralzelle bei den (sineen (Thuja, Juniperus tris). — Wie im Umfang d tralzelle auch bei den kryptogamen mit einge Archegoniumbauch die [1] un den Gewebezellen des Proth sich durch weitere Theilu einer die Centralzelle un den Wandschicht umbild

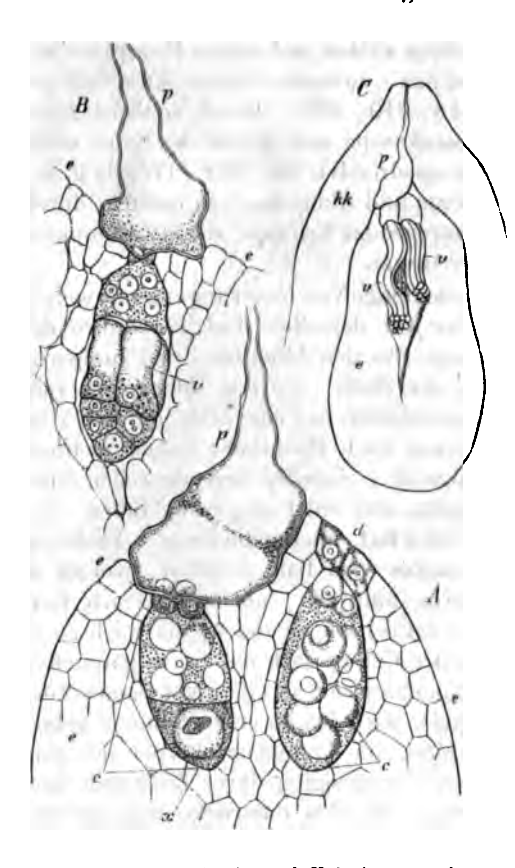


Fig. 324. Taxus canadensis (nach Hofmeister): *A* Längsschnitt durch das obere Ende des Endosperms *e e* und das untere Ende des Pollenschlauchs *p*; *c c* die Corpuscula, *d* Deck- oder Halszellen derselben; das Corpusculum links ist befruchtet (am 5. Juni). 300mal vergr. — *B* Theil des Endosperms mit einem Corpusculum, dessen Vorkeim *v* schon weiter entwickelt ist; *p* der Pollenschlauch (am 10. Juni, 200mal vergr.). — *C* Längsschnitt eines Knospenkerns am 15. Juni; *kk* Knospenkern, *ee* Endosperm, *p* Pollenschlauch, *v v* zwei Vorkeime aus zwei Corpusculis hervorgegangen (50mal vergr.).

auch bei dem Corpusculum im Endosperm der Coniferen. — Bei den Abieti jedes Archegonium von dem nächstbenachbarten durch mindestens eine, o sehr viele Zellschichten getrennt; die der Cupressineen dagegen berühren der seitlich (Fig. 325 *cp*); die Corpuscula von Taxus sind kurz, bei de Abietineen ist die Centralzelle lang gestreckt, die bei den Cupressineen du

1) In Fig. 324 und 325, die aus der 1. Aufl. herübergenommen sind, ist die (nicht angedeutet.

ihrer Nachbarn sogar kantig wird. — Die Zahl der unter dem Scheitel des osackes im Endosperm entstehenden Archegonien ist sehr verschieden, bei bietineen nach Hofmeister und Strasburger 3—5, bei den Cupressineen (nach Schacht selbst bis 30) bei Taxus baccata 5—8. — Durch fortdauern- achsthum des um- len Endosperms bil- h trichterartige Ein- ngen desselben über rchegonien, die bei en Abietineen nur bei Pinus Pinaster, bus u. a. tief und ıd; hier führt jeder r nur auf einen onienhals hinab; bei pressineen (Callitris, Juniperus), wo die onien dicht in einem liegen, wird dieser m Endosperm um- ınd so ein gemein- Trichter gebildet, ch von der Haut des osackes überspannt.

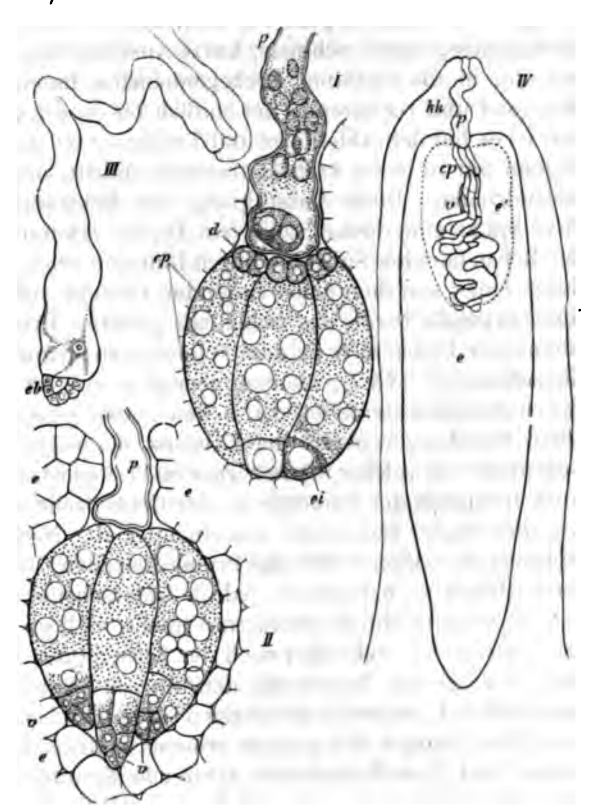


Fig. 325. Juniperis communis (nach Hofmeister). *I* drei Corpuscula dicht neben einander (*cp*), bei zweien derselben ist die (befruchtete) Eizelle *ei* dem unteren Ende eingelagert; *d* Deckzellen, *p* Pollenschlauch (28. Juli, 300mal vergr.). *II* ähnliches Präparat. *e e* das Endosperm, *v v* die Vorkeime. — *III* unteres Ende einer der Längsreihen von Zellen eines Vorkeims mit der Embryoanlage *eb*. — *IV* Längsschnitt des Knospenkerns *kk*; *e* das Endosperm, *e'* aufgelockerte Region des Endosperms; *p* Pollenschlauch, *cp* die Corpuscula, *v* die Vorkeime (Anfang August, 30mal vergr.).

efruchtung. Die bung der Samen- n erfolgt vor der der Corpuscula im erm; die auf der arze angelangten örner treiben den chlauch anfangs nur ie kurze Strecke in erngewebe hinein; t für sie nun eine eit, bis sie nach vollendeter Ausbildung der Archegonien im Endosperm uem zu wachsen beginnen, um diese zu erreichen. Diese Unterbrechung chsthum der Pollenschläuche dauert bei den Coniferen mit einjähriger reife nur einige Wochen bis Monate, bei denen mit zweijähriger, wie Juni- sibirica, communis, Pinus silvestris, P. strobus bis zum Juni des nächsten

Indem die Pollenschläuche durch eine gelockerte Partie des Kerngewebes ıgen, erweitern sie sich am unteren Ende mehr und mehr unter gleich- Verdickung ihrer Zellwand, endlich treffen sie an der nun erweichten ıng des Embryosackes ein, durchbrechen diese, dringen in die oben er- n Trichter des Endosperms vor und legen sich fest auf die Halszellen der

Corpuscula. Bei den Abietineen und Taxineen befruchtet ein Pollenschlau je ein Corpusculum, es dringen daher einige Pollenschläuche gleichzeitig zu vor; bei den Cupressineen dagegen genügt einer für die ganze Gruppe von A gonien, die sich unter dem weiten Trichter des Endosperms finden; der P schlauch füllt diesen ganz aus und legt sich breit auf die Halstheile der Archegoniengruppe; schmale, kurze Ausstülpungen des weiten Schlauches sen nun in die einzelnen Archegonienhälse hinein, die Deckzellen aus ei drängend und zerstörend, um endlich bis an die Centralzelle zu gelangen: lich ist es bei den Abietineen und Taxineen, wo der erweiterte Schlauch sic engend nur in einen Archegoniumhals eintritt, um endlich bis in die Centr vorzudringen. Diese Ausstülpung des dickwandigen Pollenschlauches lä ihrer Spitze eine dünne Stelle (ein Tüpfel) erkennen, die offenbar den Uel der befruchtenden Substanz durch Diffusion erleichtert, was wahrscheinlic durch einen von dem höher liegenden Gewebe auf die ausserhalb des Cor lums liegende Partie des Schlauchs geübten Druck unterstützt wird. — Hofmeister bilden sich in dem Pollenschlauchende zuweilen einige freie P dialzellen (Fig. 325 *I*), die man geneigt wäre, für rudimentäre Andeutung Spermatozoidmutterzellen zu halten (etwa entsprechend denen bei Sal allein Strasburger negirt die Existenz derartiger Bildungen und giebt n Gegenwart zahlreicher Stärkekörner im Protoplasma des Pollenschlauchendes Auch bezüglich der Vorgänge in der Centralzelle des Archegoniums weich Angaben beider Beobachter von einander ab. Nach Hofmeister entstehen i toplasma derselben zahlreiche Primordialzellen, die er sämmtlich als »Kei chen« (Eizellen) betrachtet; jedoch unterscheide sich eines derselben sch der Befruchtung durch Grösse und Inhalt, es liege im oberen oder mittlere der Centralzelle, sinke aber nach der Befruchtung auf den Grund derselben und schmiege sich diesem ein, den unteren Theil der Centralzellle als Emb lage erfüllend, während die übrigen »Keimbläschen« zerstört werden. Stras betrachtet dagegen den ganzen protoplasmatischen Inhalt der Centralzelle körper und lässt Hofmeister's zahlreiche Keimbläschen nur als Vacuolen plasmabläschen) gelten; die Wirkung der Befruchtung mache sich in der Ce zelle zunächst durch Trübung des Protoplasmakörpers und körnige Bildun diesem geltend; diese sammeln sich im unteren Theile der Centralzelle, de durch eine Quertheilung von dem grösseren übrigen abgesondert wird u Vorkeimanlage darstellt. Unsere von Hofmeister entlehnten Abbildunger 324 *x* und 325 *I e i* die eben erwähnte Vorkeimanlage) lassen sich nach Auffassungen deuten; die von Strasburger schliesst sich aber den Verhält im Archegonium der höchsten Kryptogamen sowohl als denen im Embryosa Angiospermen, und beide vermittelnd, näher an: meine eigenen Beobach reichen indessen nicht hin, mich für die eine oder die andere Ansicht be zu entscheiden.

Die weitere Entwickelung der Vorkeimanlage (*x* in Fig. 324 *A* und Fig. 325 *I*) wird durch sich kreuzende Längstheilungen eingeleitet, dene Quertheilungen folgen, durch welche ein aus gewöhnlich drei Etagen von gebildeter Körper im Grunde der Centralzelle entsteht; durch eine beträc Streckung der obersten (Taxus, Juniperus) oder der mittleren Zellen des Vo (Abietineen) wird der Grund der Centralzelle durchbrochen (Fig. 324 *B*

genannten Zellen verlängern sich zu Schläuchen, die fortwachsend Quertheilungen erfahren (Fig. 325 *IV v*) und in die erweichte Partie des Endosperms, sich hin und her krümmend, eindringen. Bei Taxus bleiben die längs neben einander liegenden Schläuche des Vorkeims verbunden, der seinerseits nur eine kleinzellige Keimanlage am Scheitel erzeugt (Fig. 324 *B*, *C*), während bei Abietineen (Abies, Pinus) und Cupressineen (Thuja, Juniperus) die Schläuche des Vorkeims sich von einander trennen, gesondert fortwachsen und jeder für sich am Scheitel eine Embryoanlage bilden (Fig. 325 *IV v*, *III*)[1]. Demnach können hier aus einer Eizelle mehrere Embryonen hervorgehen, deren Zahl innerhalb eines Endosperms noch dadurch gesteigert wird, dass gleichzeitig mehrere Archegonien befruchtet werden; die Polyembryonie, die bei den Angiospermen nur selten auftritt, ist also bei den Coniferen (überhaupt den Gymnospermen) typisch; doch nur der Anlage nach, denn von den Embryoanlagen entwickelt sich gewöhnlich nur eine zu einem kräftigen Keim, der schon oben beschrieben wurde. Während seiner Ausbildung wächst auch das Endosperm noch kräftig fort, seine Zellen erfüllen sich mit Reservenahrung (Fett und Eiweissstoffe), der es umgebende Embryosack wächst mit und verdrängt endlich das Gewebe des Knospenkerns, während gleichzeitig das Gewebe des Integuments zur Samenschale erhärtet; bei Salisburya bildet aber eine äussere mächtige Gewebeschicht desselben die pulpöse Umhüllung, durch welche der Same einer Pflaume (drupa) ähnlich wird. Die Vorkeimschläuche verschwinden bei diesen Vorgängen gewöhnlich, sollen aber nach Schacht bei Larix erhalten bleiben.

Während der Samenreife erfahren auch die Träger der Samenknospe und die Carpelle weiteres Wachsthum und Consistenzveränderungen: bei Taxus umwächst ein später roth und pulpös werdender Samenmantel (arillus) den reifenden Samen (Fig. 318, *m*), bei Podocarpus wird der die Schüppchen und Samen tragende schon vorher angeschwollene Theil der Blüthenaxe pulpös, bei Juniperus und Sabina sind es die Carpelle, welche sich zur blauen Wachholderbeere ausbilden, die die Samen einhüllt; bei den meisten anderen Cupressineen wachsen die Carpelle, seitlich zusammenschliessend heran und verholzen, dasselbe geschieht bei den »Abietineen ohne Deckschuppe« (den Cuninghamieen s. oben), während es bei Pinus, Abies, Cedrus, Larix die Placentarschuppen sind, welche nach der Befruchtung mächtig heranwachsend die wahren Carpelle (Deckschuppen) überwachsen und verholzend den reifen Zapfen bilden. In allen diesen Fällen (mit Ausnahme von Podocarpus, Salisburya und Taxus) wird der reifende Same durch die Carpelle oder Placentarschuppen fest und eng eingeschlossen, er bleibt im Inneren der Frucht, deren Theile sich erst nach vollendeter Reife wieder aus einander schlagen oder abfallen (wie bei Abies pectinata), um die Aussaat der Samen zu vermitteln.

So lange über die Natur der weiblichen Blüthe mancher Gattungen noch Zweifel bestehen, kann auch die systematische Gliederung der Coniferen nur als vorläufig gelten; mit Endlicher (Synopsis coniferarum. Sangalli 1847) unterscheiden wir folgende Familien:

Fam. 1. Cupressineen: Blätter, auch die der Blüthe, opponirt oder in mehrgliedrigen Quirlen (bei der Abth. e einzeln), Blüthen monöcisch oder diöcisch; Staubblätter vorn

[1] Vergl. übrigens noch Schacht: Lehrbuch d. Anat. u. Phys. II, 402. — Nach Pfitzer (l. c.) besitzt die junge Embryoanlage anfangs eine Scheitelzelle, die aber bald verschwindet; bei den Abietineen ist die Anlage des Embryos von vornherein der der Angiospermen ähnlich.

schildförmig, Pollensäcke zu (zwei) drei oder mehr am Schilchen; die weibliche Blüthe besteht aus alternirenden Quirlen von Carpellen, welche an ihrer Basis oder auf ihrer Innenfläche ein, zwei oder viele aufrechte Samen tragen (bei Juniperus communis alterniren die Samenknospen an der Blüthenaxe mit den drei Carpellen). Embryo mit 2, selten 3 oder 9 Cotyledonen.

a) Juniperinae: Frucht beerenartig (Juniperus, Sabina).

b) Actinostrobeae: Carpelle klappig zusammengelegt, später als 4- oder 6strahliger Stern, aus einander geschlagen (Widdringtonia, Frenela, Actinostrobus Callitris, Libocedrus).

c) Thujopsideae: Carpelle einander theilweise deckend (Biota, Thuja, Thujopsis).

d) Cupressineae verae: Carpelle vorn schildförmig polygonal (Cupressus, Chamaecyparis).

e) Taxodineae: Carpelle schildförmig oder deckend; Blätter alternirend (Taxodium, Glyptostrobus, Cryptomeria).

Fam. 2. Abietineen: Blätter meist lang nadelförmig, spiralig gestellt, einzeln oder an besonderen Kurztrieben, zu 2, 3 oder in Rosetten. — Blüthen monöcisch, selten diöcisch. — Staubblätter zahlreich, mit 2 oder mehr langen Pollensäcken. — Die weibliche Blüthe besteht aus zahlreichen schraubig gestellten, schuppenartigen Samenträgern, die entweder selbst Carpelle sind oder aus kleinen Carpellen hervorwachsen und verholzen. — Samenknospen mit der Micropyle der Basis des Trägers zugekehrt. — Embryo mit 2 bis 15 Cotyledonen.

a) Abietineae verae: Samen zu je zwei auf einer schuppenförmigen Placenta, die aus einem kleinen offenen Fruchtblatt entspringt (Pinus, Tsuga, Abies, Larix, Cedrus).

b) Araucariae: Same einzeln auf dem Carpell, von diesem eingehüllt (Araucaria).

c) Cunighamieae: Samen zu ein bis vielen auf einem Carpell (Dammara, Cuninghamia, Arthrotaxis, Sequoia, Sciadopitys).

Fam. 3. Podocarpeen: Blätter nadelförmig oder breiter, schraubig gestellt. — Blüthen diöcisch oder monöcisch. — Staubblätter kurz, mit zwei rundlichen Pollensäcken. — Die weibliche Blüthe besteht aus einer oben anschwellenden Axe mit kleinen Schuppenblättern, aus deren Axeln (?) die Samenknospen entspringen. — Embryo mit 2 Cotyledonen:

Podocarpus (Dacrydium, Microcachrys).

Fam. 4. Taxineen: Blätter schraubig gestellt, nadelförmig, öfter verbreitert oder sehr breit; Phyllocladus ohne Laubblätter, diese durch blattähnliche Zweige ersetzt. — Blüthen immer diöcisch. — Staubblatter verschieden geformt, 2, 3, 4 bis 8 hängende Pollensäcke tragend. — Weibliche Blüthe aus einer nackten oder mit kleinen Blättchen besetzten Axe, welche die aufrechten Samenknospen terminal oder seitlich trägt, bestehend. — Der reife Same von einem fleischigen Arillus umwachsen, oder mit fleischiger Aussenschicht der Samenschale. — Embryo mit 2 Cotyledonen:

Phyllocladus, Salisburya, Cephalotaxus, Torreya, Taxus.

C. Die Gnetaceen.

Diese Abtheilung umfasst drei Gattungen von auffallend verschiedenem Habitus: die Ephedrae sind Sträucher ohne Laubblätter, mit dünnen, langen, cylindrischen, grünrindigen Zweigen, an deren Gliederungen je zwei opponirte, winzig kleine Blättchen sitzen, die zu einer zweizähnigen Scheide verwachsen, und aus deren Axeln die Seitenzweige entspringen; bei Gnetum sind die Blätter ebenfalls opponirt an den gegliederten Axen, aber gross, gestielt, mit breiter, lanzettlicher Lamina und fiederiger Nervatur. Die auch sonst sehr merkwürdige

elwitschia mirabilis endlich besitzt überhaupt nur zwei Laubblätter (wahr-
heinlich die Cotyledonen) von ungeheurer Grösse; sie sind im Alter zerschlitzt
nd auf dem Boden hingestreckt: der Stamm bleibt kurz, ragt nur wenig aus der
rde, ist oben breit mit einer Furche über den Scheitel und geht rübenartig unten
die Pfahlwurzel über. (Weiteres über diese sonderbare Pflanze siehe in Flora
863. p. 159.)

Die Blüthen der Gnetaceen sind eingeschlechtlich in diöcischen (Ephedra)
der monöcischen Inflorescenzen; diese haben eine scharf umgrenzte Form und
ntspringen bei Ephedra und Gnetum aus den opponirten Blattaxeln. Die männ-
che Blüthe dieser Gattungen besteht aus einem zweitheiligen kleinen Perigon,
dessen Mitte ein stielartiger Träger hervorragt, der bei Gnetum oben zweitheilig
t und zwei zweifächerige Antheren, bei Ephedra deren eine grössere Zahl in ein
öpfchen zusammengedrängt trägt. Auch die weibliche Blüthe hat (nach Eichler,
lora 1863 p. 463, 531) bei Gnetum, wie bei Ephedra ein Perigon, bei jener
schenförmig, bei dieser dreitheilig; es umhüllt eine Samenknospe von centraler
tellung, die bei Ephedra ein, bei Gnetum zwei Integumente besitzt, deren inne-
es griffelartig verlängert ist. Die genauere Morphologie dieser Blüthen ist noch
weifelhaft. Das Endosperm von Ephedra soll nach Schacht nur ein Corpusculum
rzeugen und die Theilungen des Inhalts des länglichen Pollenkorns sich ähnlich
ie bei den Abietineen verhalten. — Bei Gnetum besteht die aus der Laubblatt-
xel entspringende Inflorescenz aus einer gegliederten Axe mit verticillirten Blät-
ern, in dereren Axeln die Blüthen, männliche und weibliche, angehäuft sind. —
ie Inflorescenzen von Welwitschia mirabilis sind dichotomisch verzweigte Cymen
on fast einem Fuss Höhe; sie entstehen oberhalb der Insertion der beiden mäch-
igen Blätter im Umkreis des breiten Stammscheitels. Die Zweige der Inflore-
cenzen sind stielrund, gegliedert, entspringen aus den Axeln der Hochblätter
nd tragen aufrechte, länglich cylindrische Zapfen; diese sind mit 70—90 breit
erundeten, vierreihig dicht über einander stehenden Schuppenblättern besetzt, in
eren Axen die einzelnen Blüthen sitzen, männliche und weibliche auf verschie-
ene Zapfen vertheilt. Die männlichen Blüthen sind scheinbar hermaphrodit, be-
itzen ein Perigon von zwei Paar decussirten Blättchen; die unteren sind ganz
n, sichelförmig gekrümmt, spitz, die oberen breit spatelförmig und an der Basis
 eine zusammengedrückte Röhre verwachsen. Innerhalb dieser Röhre finden
ch sechs am Grunde monadelphisch verwachsene Staubgefässe, mit cylindrischen
rägern und endständigen kugeligen, dreifächerigen Antheren, die über den
cheitel mit einer dreischenkeligen Spalte aufspringen; die Pollenkörner sind ein-
ch (?) und elliptisch. Das Centrum der Blüthe nimmt eine einzige, aufrechte,
rthotrope (atrope), mit breiter Basis sitzende Samenknospe ein, ohne weitere
mhüllung als ein einfaches Integument, das in eine griffelähnliche Röhre mit
ellerförmig ausgebreitetem Rand ausgezogen ist; dem Knospenkern fehlt
och der Embryosack, er ist steril. — Bei den weiblichen Blüthen ist das Peri-
 schlauchförmig, stark zusammengedrückt, etwas geflügelt und ganz unge-
eilt; jede Andeutung männlicher Organe fehlt; die Samenknospe (hier natürlich
 Embryosack) ist gänzlich vom Perigon umschlossen und von derselben äusse-
n Form wie die in der männlichen Blüthe, nur mit dem Unterschied, dass die
sgezogene Spitze des Integuments bloss einfach geschlitzt, nicht aber tellerartig
sgebreitet ist. — Zur Reifezeit wird der Zapfen gegen zwei Zoll lang und

scharlachrolh; die Schuppen bleiben stehen, das Perigon vergrössert sich be trächtlich und wird breit geflügelt, seine Höhlung ist oben in einen feinen Can verengert, durch den die Spitze des Integuments hindurchgeht. Der Same vo derselben Form wie die unbefruchtete Samenknospe enthält reichlich Endosperm in welchem der dicotyle Embryo axil liegt; er ist an seinem Wurzelende dick un hier an dem sehr langen, schraubig gewundenen Embryoträger befestigt. — Ir Embryosack findet bereits vor der Befruchtung Endospermbildung statt, es werde Corpuscula gebildet, die aus dem Embryosack zu 20—60 herauswachsen und i canalartige Lücken des Knospenkerns vordringen; dann werden sie von den ihne entgegenwachsenden Pollenschläuchen befruchtet, worauf sich im unteren The der Corpuscula die Vorkeime bilden, deren Embryoträger bis drei Zoll lang werde (gewunden); bei 2—8 befruchteten Corpusculis kommt doch nur ein Embryo zu Ausbildung (Flora l. c.).

Anhang. Ueber die Gewebebildung der Gymnospermen.

Aus dem reichen, aber noch nicht gesichteten Material will ich hier nur Einzelnes, wa zur Charakteristik dieser Abtheilung beiträgt, hervorheben:

Die Fibrovasalstränge[1] verhalten sich im Allgemeinen ähnlich wie die der Dic tylen; es ist ein System gemeinsamer Stränge vorhanden, deren absteigende Blattspuren i Stamm sich in einen Kreis ordnen, wo durch Interfascicularcambium ein geschlossen Cambiumring entsteht, der nun das dauernde Dickenwachsthum vermittelt; der aufste gende Schenkel jeder Blattspur, der in's Blatt selbst ausbiegt, nimmt bei den Cycadeen meh oder minder den Charakter eines geschlossenen Stranges an, während er im Blatt viele Coniferen wenigstens das Ansehen eines offenen Stranges behält, — Ausser den Blattspuren werden im Stamm der Coniferen und Ephedra keine (stammeigenen) Stränge erzeugt, bei den Cycadeen aber und bei Welwitschia treten im älteren Stamm Stränge auf, die allerdings nur Abzweigungen der Blattspurstränge sind, sich aber in hohem Grade unabhängig von diesen weiter entwickeln; so kommen bei manchen Cycadeen im Markgewebe dünne, iso lirte Stränge vor, in der Rinde aber entwickelt sich bei manchen ein Symstem dicker Strang zweige, die im Alter sogar einen oder mehr scheinbare Holzringe in der Rinde bilden kön nen. Nach der unklaren Schilderung Hooker's finden sich in der Rinde von Welwitschia Stränge, die einer den ganzen Stamm umhüllenden Meristemsicht ihre Entstehung ver danken. — Die Coniferen, wie erwähnt, besitzen bloss gemeinsame Stränge, deren Blatt spurstränge durch eine Anzahl Internodien hinabsteigen und sich dann einseitswendig oder auch, indem sie sich in zwei Schenkel spalten, nach beiden Seiten hin an ältere, tiefere Blattspurstränge anlegen. — Die Blätter erhalten bei den Coniferen, wo sie schmal sind, nur einen Fibrovasalstrang aus dem Stamm, der sich dann gewöhnlich in dem Blatt in zwei neben einander hinlaufende Hälften spaltet (p. 86), sind die Blätter breiter, so treten zwei (Salisburya, Ephedra) oder selbst drei Stränge ein; bildet das Blatt eine flache, breite La mina, wie bei Salisburya, Dammara, so verzweigen sich die Stränge in dieser, ohne aber

---

1) Mohl: Bau des Cycadeenstammes (Verm. Schr. p. 195). — Kraus: Bau der Cycadeen Fiedern (Jahrb. f. wiss. Bot. IV, p. 329). — Geyler: Ueber Gefässbündelverlauf bei Coniferen (ibid. VI, p. 68). — Thomas: Vergl. Anat. des Conif.-Blattes (ibid. IV, p. 43). — Mohl: Ueber die grossen getüpfelten Röhren von Ephedra (Verm. Schr. 269). — Hooker über Welwitschia (übers. in Flora 1863, p. 474). — Dippel: Histologie der Coniferen (Bot. Zeitg. 1862 und 1863). — Rossmann: Bau des Holzes (Frankfurt a. M. 1865). — Mohl: Botan. Zeitg.

netzartige Anastomosen zu bilden; bei Salisburya sind sie hier wiederholt dichotomisch verzweigt. Diese Stränge bilden bei den Coniferen in der Lamina meist keine hervortretenden Nerven, sie verlaufen vielmehr mitten im Blattgewebe. In die mächtigen beiden Laubblätter von Welwitschia treten zahlreiche Bündel ein, deren parallele Verzweigungen in der mittleren Gewebeschicht verlaufen. Auch in die grossen gefiederten Blätter der Cycadeen treten mehrere Stränge ein, die innerhalb der Stammrinde fast horizontal bogig verlaufen und im Blattstiel, wenn dieser dick ist, sich in zahlreiche starke Bündel spalten, die auf dem Querschnitt zierlich angeordnet sind (bei Cycas revoluta z. B. in Form eines umgekehrten Ω); sie verlaufen parallel in der Spindel des gefiederten Blattes und geben Zweige in die Pinnen ab, wo sie entweder in der mittleren Gewebeschicht parallel (Dioon) oder dichotomirend (Encephalartos) verlaufen, bei Cycas aber einen unten vorspringenden Mittelnerven bilden. — Der Verlauf der Stränge im Blatt zeigt demnach entschiedene Aehnlichkeit mit dem vieler Farne.

Der Holzkörper des Stammes entsteht aus den absteigenden, anfangs völlig isolirten Blattspuren, die aber bald durch Cambiumüberbrückungen der Markverbindungen zu einem geschlossenen Ring (Cylindermantel) verschmelzen. Der primäre Xylemtheil, die sogen. Markscheide, welche aus den Xylembündeln der einzelnen Blattspuren besteht, enthält bei allen Gymnospermen, so wie bei den Dicotylen, lange und enge Gefässe mit ringförmigen oder spiraligen Verdickungsbändern, weiter nach aussen treten netzförmig verdickte oder leiterförmige Gefässe auf. Das secundäre, vom Cambiumring nach dem Aufhören des Längenwuchses erzeugte Holz besteht bei den Cycadeen und Coniferen aus langen, prosenchymatisch in einander geschobenen Tracheïden (vergleiche p. 26) mit wenigen gehöften, grossen Tüpfeln, die wenigstens im späteren Holz meist kreisrund sind; zwischen diesen Tracheïden (p. 102) und den Spiralgefässen der Markscheide finden sich alle möglichen Uebergangsformen. Das secundäre Holz der Cycadeen und Coniferen unterscheidet sich von dem der Dicotylen auffallend dadurch, das es nur aus dieser einen prosenchymatischen[1]) Zellform zusammengesetzt ist, dass ihm die weiten getüpfelten, kurzgliedrigen Gefässe fehlen, welche die dichte, engzellige Holzmasse der Dicotylen durchsetzen. In jüngeren Cycadeenstämmen haben die Tracheïden mit breiten gehöften Tüpfeln, also mit mehr oder minder leiterförmiger Wand keine geringe Aehnliehkeit mit den langen prosenchymatischen Gefässzellen der Gefässkryptogamen, und diese Aehnlichkeit erstreckt sich selbst auf die Tracheïden der Coniferen, insofern diese entschieden prosenchymatisch sind, wenn auch die geringere Zahl und runde Form der gehöften Tüpfel schon weiter von jenen abweicht (vergl. p. 26—28). Gewöhnlich sind die gehöften Tüpfel der Coniferen nur auf der den Markstrahlen zugekehrten Wandfläche entwickelt, in einer oder zwei Reihen, bei Araucaria auch in mehreren und hier dicht gedrängt. — Wie die Gnetaceen sich in ihrem Blüthenbau und Habitus den Dicotylen annähern, so auch im Bau des secundären Holzes; bei Ephedra finden sich in diesem neben den gewöhnlichen Tracheïden im inneren Theil der Holzringe weite Gefässröhren, deren Glieder aber durch schiefe Querwände getrennt, also noch prosenchymatisch und mit mehreren rundlichen Löchern durchbrochen sind; ihre Seitenwände zeigen gehöfte Tüpfel, wie die Tracheïden; sie zeigen schlagend, dass die echten Gefässe im secundären Holze der Dicotylen mit den aus prosenchymatischen Gliedern bestehenden Gefässen der Gefässkryptogamen durch Uebergänge verbunden sind (p. 97). — Dem Holz der Welwitschia sollen die Tracheïden mit doppelt gehöften Tüpfeln ganz fehlen, dafür soll es dickwandige »poröse Gefässe« führen.

Die Xylemstrahlen des secundären Holzkörpers sind bei den Coniferen sehr schmal, oft nur eine Zelle breit; ihre Zellen sind stark verholzt und mit geschlossenen Tüpfeln den benachbarten Tracheïden angelagert. Bei den Cycadeen sind die Xylemstrahlen breiter, und ihr Gewebe gleicht mehr dem Parenchym des Markes und der Rinde; vermöge ihrer Zahl und Breite erscheint der ganze Holzkörper locker, seine parenchymatischen Elemente auf

---

1) Holzparenchym wird nicht oder in geringer Menge gebildet.

dem Tangentialschnitt stark hin und her gebogen. Der Phloëmtheil der Fibrov der Gymnospermen ist dem der Dycotylen ähnlich; er ist meist aus echten, stark Bastfasern, Cambiform, Gitterzellen und parenchymatischen Elementen zusamn die bei den Coniferen in wechsellagernden Schichten gebildet werden. Im A herrscht der Weichbast vor.

Das Grundgewebe im Stamm der Gymnospermen wird durch den Holzri und in primäre Rinde geschieden. Beide sind bei den Cycadeen sehr mächtig zumal das Mark, und bestehen aus echtem Parenchym, während der Holzkörpe sehr zurücktritt. Auch bei Welwitschia scheinen die parenchymatischen Gew wiegen, ihre überwiegende Masse dürfte aber aus dem erwähnten Meristem Stammes entstehen. Bei dieser so merkwürdigen Pflanze findet sich in allen Or grosse Zahl der sogen. Spicularzellen zerstreut; sie sind spindelförmig oder verz verdickt, in ihrer Zellhaut sind zahlreiche schön ausgebildete Krystalle dicht ander eingebettet. Aehnliche Gebilde fehlen auch den Coniferen nicht (p. 68).

Das parenchymatische Grundgewebe der Coniferen tritt mit zunehmende Stammes (und der Wurzel) sehr zurück; mit Ausnahme des hier dünnen Markes Stamm schliesslich ganz aus den Producten des Cambiumringes, da die prim später sogar die äusseren, immer nachwachsenden Schichten der secundären Borkebildung verbraucht werden. Bei den Cycadeen, deren Dickenwachsthum u ist, tritt auch die Korkbildung sehr zurück, bei Welwitschia scheint sie (Flora 18 ganz zu fehlen (?).

Saftführende Intercellulargänge sind bei den Gymnospermen sehr ihr Bau ist im Allgemeinen der auf p. 78 und p. 120 erläuterte. Bei den Cycad ziehen sie alle Organe in grosser Zahl und enthalten Gummi, welches auf Quers dicken zähen Tropfen ausquillt; bei den Coniferen dagegen enthalten sie Terp Harz: sie finden sich hier im Mark des Stammes, im ganzen Holzkörper und in de und secundären Rinde, sowie auch in den Blättern (p. 109) verbreitet, immer der tung der Organe folgend, gleich den Gummigängen der Cycadeen; bei vielen Co kurzen Blättern finden sich in diesen aber auch rundliche Harzdrüsen (Callitris, pressus, nach Thomas); bei Taxus fehlen die Harzgänge gänzlich.

Die Laubblätter der Cycadeen und Coniferen sind mit einer meist stark sirten derben Epidermis überzogen, in der sich zahlreiche Spaltöffnungen m Schliesszellen finden. Bei den ersteren sind sie mehr oder weniger tief eingesen der Unterseite der Lamina vorhanden und hier ent nungslos zerstreut oder reihenweise zwischen den geordnet (Kraus). — Die Schliesszellen liegen au Coniferenblättern nach Hildebrandt (Bot. Zeitg. 18 immer in die Epidermis eingesenkt, es ist somit Vorhof der Spaltöffnung vorhanden (vergl. p. 91). öffnungen sind bei den Coniferen entweder auf b nur auf einer Seite des Blattes entwickelt; ist d (Dammara, Salisburya) so sind sie ordnungslos zers die Blätter nadelförmig, so liegen sie meist in L auch auf den grossen Blättern der Welwitschia sind weise geordnet. — Ihre derbe Beschaffenheit ver Cycadeen- und Coniferenblätter einer oft mächtig e Hypodermschicht (p. 108), die aus stark verdickten, gen, faserartigen, der Oberfläche parallel liegenden steht, im Blatt von Welwitschia besteht dieses Hyp lockerem, saftigem, von Faserbündeln durchzogene (Flora 1863, p. 490), welches durch eine Masse vo



Fig. 326. Pinus Pinaster; zwei Zellen des farblosen Parenchyms in der Umgebung des Fibrovasalstranges des Blattes; bei *tt* die tüpfelähnlichen Bildungen im Durchschnitt, bei *t'* von der Fläche aus gesehen.

zellen Festigkeit gewinnt. — Das Chlorophyllgewebe der Blätter liegt unter diesen Schichten und ist bei den Cycadeen- und breiteren Coniferenblättern auf der Oberseite als sogen. Pallisadengewebe entwickelt, d. h. seine Zellen sind senkrecht zur Blattfläche verlängert und dicht gedrängt; bei den Gattungen Pinus, Larix, Cedrus zeigen die chlorophyllhaltigen Zellen die schon p. 74 erwähnten Einfaltungen der Haut. — Die mittlere Schicht des Blattgewebes, in welcher auch die Fibrovasalstränge verlaufen, ist bei den Gymnospermen gewöhnlich eigenthümlich ausgebildet; bei den Cycadeen und Podocarpeen besteht sie aus quer zur Blattaxe und zu den Strängen gestreckten, den Blattflächen parallelen Zellen, die grosse Intercellularräume übrig lassen (Querparenchym, Thomas; Transfusionsgewebe, Mohl); in den Nadeln der Abietineen wird der gespaltene Fibrovasalstrang von einem farblosen Gewebe umhüllt, welches gegen das umgebende Chlorophyllgewebe (Fig. 78 *gb* p. 109) scharf abgegrenzt ist. Es ist parenchymatisch und durch die zahlreichen eigenthümlichen tüpfelähnlichen Bildungen ausgezeichnet (Fig. 326). Ausführlicheres darüber bei Mohl, botan. Zeitg. 1871, Nr. 1—2.

Die Angiospermen [1]).

1) Die Mono- und Dicotylen unterscheiden sich von den Gymnospermen darin, ss ihre Samenknospen im Inneren eines Gehäuses, des Fruchtknotens, entstehen, s Endosperm im Embryosack erst nach der Befruchtung angelegt wird, dass s Pollenkorn ohne vorhergehende Zellbildungen den Pollenschlauch als Ausachs seiner inneren Haut hervortreibt; Merkmale, auf deren weitgreifende Behungen schon in der allgemeinen Einleitung zu den Phanerogamen hingewiesen urde. Zugleich treten aber auch im ganzen Aufbau dieser Pflanzen Eigenheiten rvor, welche sie von den anderen Gefässpflanzen vielfach unterscheiden, und es gilt besonders von der Blüthen- und Fruchtbildung, in der die sonst üblichen orphologischen Verhältnisse so eigenthümliche Combinationen und Abänderungen fahren, dass eine ausführlichere Darstellung derselben der speciellen Charaktetik der beiden Classen vorausgehen muss.

2) **Die Blüthe im Ganzen** [2]). Die Angiospermenblüthe ist nur selten in m Sinne terminal, dass schon der aus der Keimaxe sich entwickelnde Hauptamm mit einer Blüthe abschliesst, die Pflanze also einaxig ist; in diesem Falle legt dann eine sympodiale (cymöse) Inflorescenz sich zu entwickeln, indem unrhalb der ersten Blüthe neue Sprosse mit Endblüthen hervortreten; häufiger sind aber erst Sprosse der zweiten, dritten oder höherer Generation, die mit einer üthe endigen, so dass die Pflanze in dieser Beziehung als zwei-, drei oder mehrige bezeichnet werden kann.

Während bei den Gymnospermen die Blüthen typisch getrennten Geschlechts iclinisch) sind, herrscht bei den Angiospermen entschieden der Hermaphroditismus vor, obgleich auch monöcische und diöcische Arten, Gattungen und Familien

---

1) Von ἀγγεῖον, Behälter (Fruchtknoten) und σπέρμα, der Same.

2) Die wichtigste und umfassendste Bearbeitung der Angiospermenblüthe ist Payer's ité d'organogénie de la fleur (Paris 1857) mit 154 prachtvollen Kupfertafeln und vortreffhem Text.

oder eng gewundene Spiralen geordnet, so dass innerhalb eines oder mehrerer Hüllkreise zunächst ein oder mehre Staubblattkreise und auf diese im Centrum der Blüthe das Gynaeceum folgt; doch kann bald der eine, bald der andere dieser Kreise fehlen, oder einzelne Formationen sind nur durch je ein Glied vertreten, wie bei Hippuris (Fig. 330), wo innerhalb eines kaum entwickelten Perigons nur ein Staubfaden und nur ein Carpell zur Entwickelung kommt; nur selten ist die ganze Blüthe auf nur ein einziges Geschlechtsorgan reducirt, wie die weibliche Blüthe der Piperaceen, die weibliche und männliche mancher Aroideen; viel häufiger ist aber der Fall, dass die von aussen nach innen (unten nach oben) auf einander folgenden Kreise gleichzählig oder in verschiedenen Multiplen einer Zahl vertreten sind und rosettenartig allseitig vom Centrum ausstrahlen, ein Verhalten, das nicht selten durch die später bilaterale Ausbildung und durch Abortus theilweise verdeckt wird.

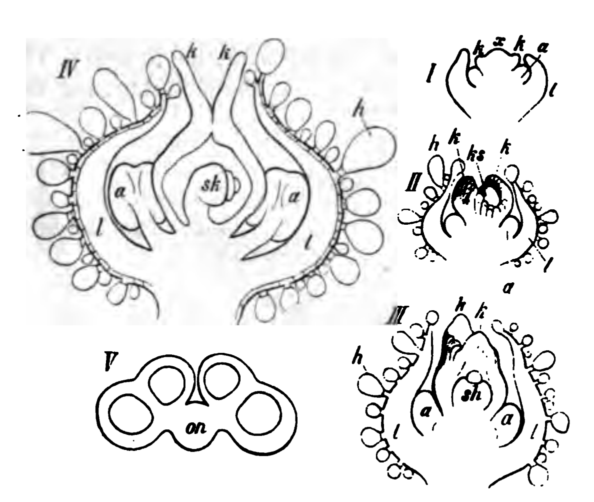
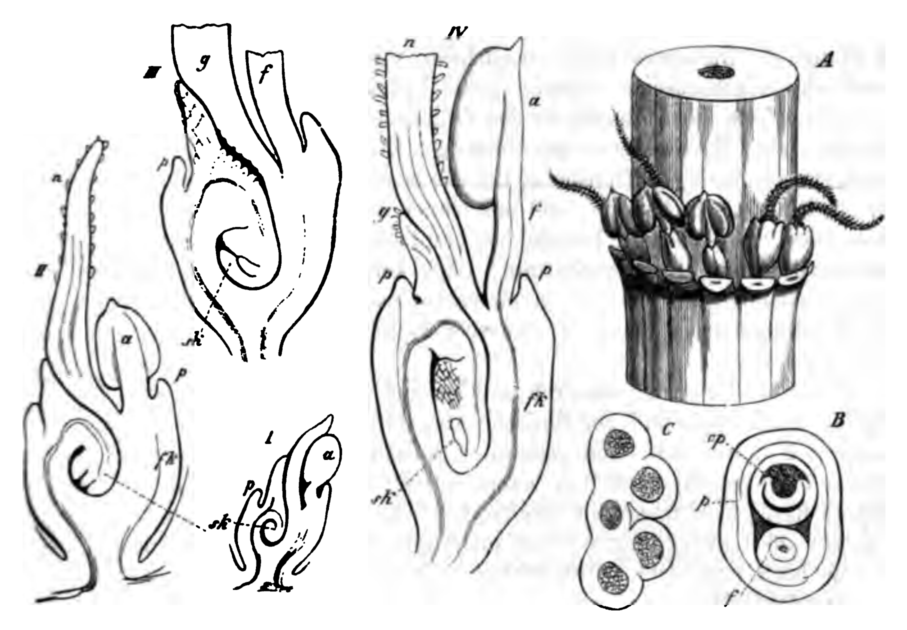


Fig. 329. Chenopodium Quinoa: *I*—*IV* Entwickelung der Blüthe (Längsschnitt): *l* der Kelch mit Drüsenhaaren *h* besetzt, *a* Antheren, *k k* Carpell, *sk* Samenknospe, *x* Scheitel der Blüthenaxe. *V* Querschnitt einer Anthere mit vier Pollensäcken am Connectiv *on* (stark vergr.).

3) Die Blüthenhülle (Perigon, Perianthium) fehlt nur selten gänzlich, wie bei den Piperaceen und vielen Aroideen; häufiger ist sie einfach, d. h. sie besteht aus nur einem Kreise von zwei, drei, vier, fünf, selten mehr Blättern (wie bei Fig. 327 und 328); in diesem Falle ist das Perianth häufig unscheinbar, aus kleinen grünen Blättchen gebildet, wie bei den Chenopodiaceen und Urticaceen, zuweilen aber auch gross, von zarter Structur und bunt gefärbt (corollinisch), wie bei Aristolochia, Mirabilis u. a. In beiden Angiospermenclassen ist aber die Blüthenhülle gewöhnlich aus zwei gleichzähligen, alternirenden Kreisen zusammengesetzt, deren jeder zwei, drei, vier, fünf, selten mehr Glieder zählt. Die qualitative Ausbildung beider Kreise gestaltet sich bei den meisten Dicotylen und vielen Monocotylen verschieden: der äussere, aus derberen, grünen, meist kleineren Blättern bestehende wird dann Kelch (calyx), der innere von zarter Structur, mit farblosen oder bunten, meist grösseren Blättern Blumenkrone (corolla) genannt; es ist jedoch zweckmässig, wie bereits Payer vorschlug, auch in solchen Fällen, wo beide Hüllkreise von gleicher Structur sind, den inneren als Corolle, den äusseren als Kelch zu bezeichnen, da man auf diese Art eine kürzere Ausdrucksweise gewinnt [1]), und dies um so mehr, als die genannte Structurverschie-

1) Die Substantive: Kelch und Corolle bezeichnen dann die Stellung der Kreise, die Adjective: kelchartig (calycinisch) und corollinisch die Qualität der Structur.

mheit häufig gar nicht besteht, insofern entweder beide Kreise kelchartig
uncaceen) oder beide corollinisch (Lilien) sein können; bei Helleborus, Aconi-
im u. a wird sogar der äussere Hüllkreis (Kelch) allein corollinisch, während
er innere (die Corolle) in Nectarien umgebildet ist. — Bei manchen Dicotylen
esteht die Blüthenhülle nicht aus alternirenden Kreisen, sondern aus einigen oder
ehreren, selbst vielen Umläufen einer spiraligen Anordnung von Blättern, deren
ahl dann gewöhnlich eine grosse, aber unbestimmte (indefinirte) ist; die äusse-
en (unteren) Blätter der spiraligen Anordnung können auch in diesem Fall kelch-
rtig, die inneren allein corollinisch sein (Opuntia), oder sie sind sämmtlich corol-
nisch (Epiphyllum; Trollius), oder es findet ein allmähliger Uebergang von der
elchartigen, durch die corollinische bis zur staminalen (Staubfaden-) Bildung
att (Nymphaea).



. 330. Hippuris vulgaris: *A* ein Stück des aufrechten Stammes, die Blätters des Quirls sind abgeschnitten, in en Axeln stehen die Blüthen; *B* Querschnitt einer Blüthe oberhalb des Fruchtknotens; *C* Querschnitt der Anre. *I* bis *IV* Längsschnitte durch Blüthen verschiedener Entwickelungsstufen. — *a* Anthere, *f* Filament, larbe, *g* Griffel (stilus), *p* Perigon, *fk* der unterständige Fruchtknoten, *sk* die hängende und anatrope Samenknospe; *cp* bei *B* das Carpell.

Ausser der gewöhnlichen corollinischen und calycinischen Structur und Form
r Hüllblätter kommen aber auch beträchtlichere Abweichungen von der üblichen
attstructur vor; so besteht z. B. das (nicht vollzählige) Perigon der Gräser aus
r kleinen, zarten, farblosen, häutigen Schüppchen (lodiculae), das mancher
peraceen ist durch haarähnliche Gebilde ersetzt; ebenso ist bei den Compositen
ufig, dass an Stelle des Kelches ein Haarkranz die Blumenkrone umgiebt; es
rde auch schon erwähnt, dass bei Aconitum, Helleborus u. a. die Blätter der
rolle in eigenthümlich geformte Nectarien sich umwandeln.

Besteht das Perianthium aus einem oder zwei Kreisen, so erscheinen die
itter eines Kreises oder beider häufig seitlich verwachsen oder verschmolzen;

sie bilden einen Napf, Becher, eine Röhre u. dgl., an deren Randzipfeln man gewöhnlich noch die Anzahl der unter sich verwachsenen Kelch- oder Blumenblätter erkennt. Verwachsene Hüllkreise kommen dadurch zu Stande, dass nach Anlage isolirter Blattgebilde am Umfang des Blumenbodens die gemeinsame Insertionszone des letzteren sich als ringförmige Lamelle durch intercalares Wachsthum erhebt und bei weiterer Ausbildung die Structur des betreffenden Blattkreises annimmt. Der verwachsene becher- und röhrenförmige Theil besteht also nicht aus ursprünglich freien Theilen, die erst nachträglich seitlich verschmolzen sind, sondern er wächst sogleich als ein Ganzes hervor, das gewissermaassen an der Basis der Hüllblätter eingeschoben wird; die anfangs freien Blätter sind nach Entstehung des gemeinsamen Basalstückes die Randzipfel desselben. Da man mit dem Ausdruck sepalum ein Kelchblatt, mit petalum ein Blumenblatt bezeichnet, so wird ein aus verwachsenen Blättern bestehender Kelch calyx gamosepalus, ein aus verwachsenen Kronenblättern bestehende Krone corolla gamopetala genannt; sind die Blätter der Hüllkreise nicht verwachsen, sondern frei, so wird dies durch die Ausdrücke eleutherosepal, eleutheropetal bezeichnet (polysepal und polypetal ist verwerflich, da diese Ausdrücke den Gegensatz nicht richtig wiedergeben; noch schlechter sind für die verwachsenblättrigen Kreise die Ausdrücke monosepal und monopetal, weil sie die Thatsache, um die es sich handelt, gar nicht treffen). Ist nur ein Hüllkreis vorhanden, soll bezeichnet werden, dass dieser aus verwachsenen oder freien Blättern besteht, so empfehlen sich die termini: perianthium gamophyllum und eleutherophyllum; doch kommt es auch vor, das zwei Hüllkreise vorhanden, aber wie ein Kreis verwachsen sind, so dass z. B. zwei alternirende dreigliedrige Kreise in eine sechszipfelige Röhre verschmelzen (Hyacinthus, Muscari u. a.).

Sind die Blätter der äusseren und inneren Hülle frei, nicht verwachsen, und tritt die kelchartige und corollinische Ausbildung scharf ausgeprägt hervor, so lassen sich neben den oben genannten Structurunterschieden gewöhnlich noch gewisse Formverschiedenheiten wahrnehmen: die Kelchblätter haben meist eine breitere Basis, sind ungestielt, gewöhnlich von sehr einfachem Umriss, vorn zugespitzt; die Corollenblätter haben meist schmalere Basis, ihr vorderer Theil ist oft sehr breit und nicht selten tritt eine Gliederung in Stiel (Nagel) und Spreite hervor; nicht selten ist die Spreite getheilt oder sonst wie gegliedert; an der Stelle, wo die Spreite von dem stielartigen Theil abbiegt, treten häufig auf der Innenseite (Oberseite) Ligulargebilde auf, die im Complex einer Blüthe dann als Ganzes unter dem Namen Nebenkrone (coronula) zusammengefasst werden, wie bei Lychnis, Saponaria, Nerium, Hydrophylleen u. a.; ist die Corolle selbst gamopetal, so verwachsen auch die Theile der Coronula wie bei Narcissus, wo sie sehr gross ist.

Die Gesammtform der Blüthenhülle steht zumal dann, wenn sie entschieden corollinische Structur und beträchtliche Grösse besizt, immer in bestimmter Beziehung zur Bestäubung durch Mithilfe der Insecten, und grosse, schön gefärbte, zarte, riechende Blumen kommen nur da vor, wo die Befruchtung durch jene vermittelt wird: diese Eigenschaften haben die Aufgabe, die Insecten zum Besuch der Blüthen einzuladen; die unendlich mannigfaltige, oft wunderbare Form des Perianthiums aber ist vorwiegend darauf berechnet, den Insecten von bestimmter Grösse und Species bestimmte Körperstellungen und Bewegungen beim Aufsuchen

des Nectars aufzunehmen, wobei die Uebertragung des Pollens von Blüthe zu Blüthe von diesen unwillkürlich ausgeführt wird. Wir kommen auf diese physiologischen Verhältnisse im III. Buch ausführlich zurück. Die [illegible] oder laterale Symmetrie der Blüthenhülle steht meist in Verbindung mit der der übrigen Blüthentheile und soll daher unten im Zusammenhang mit diesen behandelt werden.

Ausser der bisher betrachteten Blüthenhülle im engeren Sinne treten nicht selten noch weitere Umhüllungen einzelner Blüthen auf. Bei den Malvaceen und einigen anderen Fällen erscheint der eigentliche Kelch noch von einem zweiten, dem Hüllkelch, calyculus umgeben, der aber eine morphologisch andere Bedeutung hat; bei Malope trifida z. B. repräsentiren die drei Theile des Calyculus ein subflorales Blatt mit seinen beiden Nebenblättern stipulis, bei Kitaibelia vitifolia dagegen entsteht ein sechstheiliger Calyculus aus zwei solchen subfloralen Blättern mit ihren vier stipulis Payer. Der Calyculus kann aber auch ein bloss scheinbarer sein, indem die echten Kelchblätter Stipulargebilde erzeugen, wie bei den Rosen und Potentillen. Bei Dianthus Caryophyllus u. a. entsteht eine Art Calyculus durch zwei decussirte Paare kleiner Hochblätter, die sich unmittelbar unter dem Kelch befinden; bei den terminalen Blüthen der Anemonen steht ein Quirl von Hochblättern nahe unter der Blüthe, der sich bei der verwandten Eranthis hyemalis zu einer Art von Hüllkelch gestaltet. Von besonderem Interesse ist der Hüllkelch der kleinen Dipsaceenblüthen, deren jede innerhalb der dichtgedrängten Infloreseenz noch von einem häutigen Sack, den hier der Calyculus bildet, umgeben ist. — Wenn sich unter der Blüthe, nachdem deren Perianth und Geschlechtstheile angelegt sind, eine zunächst ringwulstförmige Erhebung des Blüthenstiels bildet, die später napfartig oder becherförmig emporwächst und schuppige oder stachelförmige Emergenzen erzeugt, so wird ein derartiges Gebilde als Cupula bezeichnet: eine solche ist der Napf, in welchem die Eichel der Quercus-Arten sitzt[1]: hier umgiebt die Cupula nur eine Blüthe, bei Castanea und Fagus dagegen umhüllt sie eine kleine Infloreseenz, diese stachelige Cupula springt später von oben her klappig aus einander, um die in ihr gereiften Früchte zu entlassen. — Umgiebt sich eine Infloreseenz mit einem eigenthümlich ausgebildeten Quirl oder einer Rosette von Blättern, so wird sie als Involucrum bezeichnet (Umbelliferen, Compositen u. a.); umhüllt ein einziges scheidenförmiges Blatt einen zu einer Axe gehörigen Blüthenstand, so ist es eine Spatha. Involucrum wie Spatha können corollinische Structur annehmen, jenes z. B. bei Cornus florida, diese bei den Aroideen.



Fig. 3[illegible]. Längsschnitt der Blüthe von [illegible] [illegible] das verlängerte Axenglied zwischen Kelch und Corolle, [illegible] a der Petala Nebenkrone.

1) Ueber die Entwickelung derselben vergl. Hofmeister, allgem. Morph. 465.

4) Das Androeceum besteht aus der Gesammtheit der männlichen Ge schlechtsorgane einer Blüthe; ein einzelnes derselben heisst ein Staubgefä (stamen); es besteht aus der Anthere und dem meist fadenförmigen, zuweil blattartig breiten Träger derselben, dem Filament; die Anthere besteht aus zw Längshälften, welche dem oberen Theil des Filaments rechts und links von dess Mediane ansitzen: dieser die Antherenhälften tragende Theil des Filaments wi als Connectiv unterschieden.

Die seitliche Stellung der Stamina an der Blüthenaxe (dem Blüthenboden) bei allen hermaphroditischen und bei den meisten rein männlichen Blüthen ga unzweifelhaft; nach dieser seitlichen Stellung, ihrer exogenen Entstehung aus de Urmeristem nächst dem Vegetationspunkt der Blüthenaxe, ihrer acropetalen En wickelungsfolge und den häufigen Monstrositäten, in denen die Stamina mehr od minder die Natur von Blumenblättern oder selbst Laubblättern annehmen, müss sie im morphologischen Sinne als Blattgebilde betrachtet und können zwec mässig als Staubblätter bezeichnet werden, und zwar in dem Sinne, dass d Filament sammt dem Connectiv für ein Blatt zu nehmen ist, an welchem die be den Antherenhälften als Anhängsel auftreten. Morphologisch ist es dabei gleic giltig, ob der Träger, das eigentliche Blatt, an Masse überwiegt, oder neben d der Anthere weit zurücktritt. — Erst in neuester Zeit sind drei Fälle bekannt g worden, wo die Anthere als Product der Blüthenaxe selbst erscheint, wo der de Filament entsprechende Träger die Blüthenaxe selbst ist; nach Magnus [1]) wird b Najas der Vegetationskegel der männlichen Blüthenaxe durch das Auftreten v Pollenmutterzellen in vier peripherischen Längsstreifen seines Gewebes zur vie fächerigen Anthere; Kaufmann hatte etwas Aehnliches schon vorher für die Anth von Casuarina beschrieben, und nach Rohrbach [2]) wächst bei Typha der Schei der Blüthenaxe entweder selbst zur Anthere aus, oder er verzweigt sich zunäc und bildet dann auf jedem Zweig eine Anthere. Es würde hier zu weit führe den schon oben (p. 421) angedeuteten Zweifel, ob diese Thatsachen zur Festste lung der axilen Natur dieser Antheren hinreichen, zur begründen, und so mög diese Fälle einstweilen als Ausnahmen von der Blattnatur der Stamina gelten. Uebrigens ist auch die morphologische Bedeutung der einzelnen Theile der g wöhnlichen Staubblätter noch nicht ganz sicher gestellt, da es an genaueren en wickelungsgeschichtlichen Studien in dieser Richtung fehlt. Cassini und Rö betrachteten die beiden Antherenhälften als die angeschwollenen Seitenhälften d Lamina des Staubblattes selbst, die Loculamente derselben wären demnach blo Aushöhlungen im Blattgewebe, die Pollenmutterzellen würden im Inneren d jungen Blattgewebes sich differenziren, ähnlich wie die Sporenmutterzellen fertilen Blattsegment der Ophioglosseen. Dieser Anschauung gemäss würde d Furche zwischen den beiden Pollensäcken einer Antherenhälfte (vergl. Fig. 327 dem Rande des Staubblattes entsprechen, was indessen nach den Beobachtung v. Mohl's wenigstens nicht immer der Fall sein dürfte [3]): wenn bei Rosen, Mo Nigella damascena u. a. die Staubblätter (bei sogen. Füllung der Blüthe) sich Blumenblätter umwandeln, so erkennt man mit Bestimmtheit, dass die vorde

---

1) Magnus, Bot. Zeitg. 1869, p. 771.
2) Rohrbach in Sitzungsber. der Ges. naturf. Freunde in Berlin. 16. Novbr. 1869.
3) H. v. Mohl: Vermischte Schriften, p. 42.

und die hinteren Antherenloculamente einander nicht gegenüber stehen, was der Fall sein müsste, wenn jene der Ober-, diese der Unterseite des Staubblattes angehörten, sondern dass sich beide auf der oberen Blattfläche bilden, das vordere Antherenloculament näher an der Mittellinie des Blattes, das hintere näher am Rande desselben; ferner dass die beiden Loculamente eines »Antherenfachs« (Antherenhälfte) nicht immer unmittelbar neben einander stehen, sondern dass sie häufig durch ein ziemlich breites Stück des Blattes von einander getrennt sind, und dass dieses Mittelstück sich zur Scheidewand zwischen den beiden Loculamenten contrahirt. Auf diese Beobachtungen Mohl's ist um so grösseres Gewicht zu legen, als hier die abnorme Ausbildung nur das deutlicher hervortreten lässt, was bei normalen Staubblättern oft genug ein Querschnitt der Anthere und des Connectivs zeigt, dass nämlich die Loculamente einer Antherenhälfte offenbar einer Seite des Staubblattes angehören; es scheint aber, dass sie in manchen Fällen der Unterseite (Fig. 327 *C*, *H*), in anderen der Oberseite (Fig. 330 *c*) zuzuweisen sind. — Die Entstehung der Pollenmutterzellen und die Ausbildung der Wand der einzelnen Pollensäcke erinnert in allen wichtigeren Zügen so lebhaft an die entsprechenden Vorgänge im Sporangium der Lycopodiaceen und selbst der Equiseten, dass man, bis genauere Beobachtungen etwa Anderes zu Tage fördern, annehmen darf, dass jeder Pollensack (d. h. jedes Loculament mit seiner Wandung) einem Sporangium und somit auch einem einzelnen Pollensack der Cycadeen und Cupressineen entspricht, dass also die Anthere aus gewöhnlich vier neben einander, auf der Hinter- oder Vorderseite eines Staubblattes entspringenden Pollensäcken besteht, die paarweise rechts und links am Connectiv so dicht beisammen liegen, dass sie mehr oder minder seitlich verschmelzend eine Antherenhälfte darstellen. — Bevor wir indessen zur Betrachtung der Pollensäcke und ihres Inhalts übergehen, kehren wir noch einmal zur Betrachtung des ganzen Staubblatts und des Androeceums zurück.

Der Träger der Anthere (Filament sammt Connectiv) ist entweder ungegliedert (einfach) oder gegliedert; der einfache Träger kann fadenförmig (Fig. 329), oder verbreitert, blattähnlich (Fig. 328), zuweilen sogar sehr breit (wie bei den Asclepiadeen und Apocyneen) sein; oder er ist unten (Fig. 332 *f*) oder oben angeschwollen; gewöhnlich hört er zwischen den beiden Antherenhälften auf, nicht selten aber verlängert er sich oberhalb (Fig. 328 *D*) als Spitze oder in Form eines langen Fortsatzes, wie beim Oleander. Ist der obere Theil des Trägers, das Connectiv, breit, so sind die beiden Antherenhälften deutlich getrennt (Fig. 328, 331), ist es schmal, so liegen sie dicht neben einander. — Die Gliederung des Trägers erfolgt sehr häufig so, dass das Connectiv von dem Filament durch eine tiefe Einschnürung scharf abgesetzt erscheint; die Verbindung beider ist dann durch ein so dünnes Stück vermittelt, dass die Anthere sammt dem sie zusammenhaltenden Connectiv (als Ganzes) auf dem Filament schwankend, drehbar ist (anthera versatilis); dabei kann der Verbindungspunkt am unteren Ende des Connectivs, in der Mitte desselben (Fig. 332) oder oben liegen; zuweilen gewinnt das abgegliederte Connectiv eine beträchtliche Grösse, es bildet Fortsätze ausserhalb der Anthere (Fig. 333 *A*, *x*), oder es entwickelt sich zwischen den beiden Antherenhälften als Querbalken, so dass Filament und Connectiv ein T bilden, wie bei der Linde, in viel höherem Grade bei Salvia, wo das quergestreckte Connectiv nur an dem einen Arm eine Antherenhälfte trägt, während der andere steril und für

andere Zwecke bestimmt ist. — Von der Verbindung des Connectivs mit den beiden Antherenhälften hängt es ab, ob diese parallel neben einander liegen, dann sind sie dem Connectiv gewöhnlich in ihrer ganzen Länge angewachsen, oder ob die beiden Hälften nur unten zusammenhängen, oben getrennt sind, oder ob sie umgekehrt unten getrennt frei, oben aber verwachsen sind, in welchem Falle sie sich so aus einander schlagen können, dass beide Hälften über der Spitze des

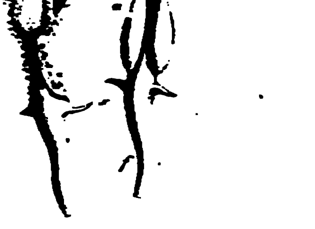



Fig. 331. Staubblatt von Mahonia Aquifolium; *B* mit geöffneter Anthere.



Fig. 332. Staubblatt von Arbutus hybrida, Anthere geöffnet; *x* Anhängsel.



Fig. 333. Staubblätter von Centradenia rosea; *A* ein grösseres fertiles, *B* ein kleineres steriles derselben Blüthe.

Filaments in eine Flucht zu liegen kommen wie bei vielen Labiaten. — Das Filament hat nicht selten Anhängsel, so z. B. rechts und links unten häutige Ausbreitungen oder Anhängsel, welche Nebenblättern gleichen (Allium), oder einen kapuzenförmigen Auswuchs auf der Hinterseite, wie bei den Asclepiadeen, oder Ligulargebilde auf der Vorderseite, wie bei Alyssum montanum, oder backenartige Fortsätze an einer Seite unter der Anthere, wie bei Crambe, oder an beiden, wie bei Fig. 331 *x*.

Eine Erscheinung von grösster Wichtigkeit für das morphologische Verständniss der Blüthen ist die bei vielen Dicotylen vorkommende Verzweigung der Staubblätter, die von den älteren Botanikern irrthümlicherweise mit der Verwachsung derselben vielfach verwechselt wurde, obgleich beide grundverschieden sind. — Zuweilen erfolgt die Verzweigung der Staubblätter ähnlich wie bei den Laubblättern bilateral in einer Ebene, rechts und links von der Mediane, so dass das verzweigte Stamen gefiedert erscheint, wie bei Calothamnus (Fig. 334 *st*), wo jede Fieder eine Anthere trägt; zuweilen aber erfolgt die Verzweigung nach Art einer Polytomie wie bei Ricinus (Fig. 335), wo die einzelnen Staubfäden in Form einfacher Protuberanzen aus dem Blüthenboden heraustreten, worauf jede wiederholt neue Protuberanzen erzeugt, die endlich durch intercalares Wachsthum sich zu einem vielfach und wiederholt verzweigten Filament entwickeln, dessen freie Zweigenden sämmtlich Antheren tragen. — Bei den Hypericineen treten nach Anlage der Blumenkrone drei oder fünf mächtige, breite Protuberanzen aus dem Umfang der Blüthenaxe hervor (Fig. 336 *II*—*V*, *a*), deren jede nach und nach von ihrem Scheitel nach der Basis hin kleinere, rundliche Höcker entwickelt; diese letzteren sind die Filamente, deren jedes eine Anthere trägt, und die an der Basis in der primordialen Protuberanz, deren Zweige sie sind, zusammen[hängen]. Ein Querschnitt durch die Blüthenknospe vor dem Aufblühen

e) zeigt, zumal bei Hypericum calycinum, die zahlreichen zu einem Pri-
n gehörigen Filamente in ein Bündel dicht zusammengedrängt. In diesem
len ähnlichen Fällen bleibt das gemeinsame primordiale Fussstück des



Längsschnitt der Blüthe von Calo- einer Myrtacee: *f* der Fruchtknoten, . *p* Petala, *g* der Griffel, *st* verzweigte Staubblätter.



Fig. 335. Theile einer längs durchschnittenen männlichen Blüthe von Ricinus communis; *ff* die Fussstücke der vielfach verzweigten Staubblätter, *a* deren Antheren.

attes sehr kurz, die Zweigfilamente aber verlängern sich stark und
en später wie ein aus dem Blumenboden entspringender Büschel, dessen
Natur nur durch die
elungsgeschichte er-
ird: verlängert sich
der primordiale Ba-
wie bei Calothamnus
nus, so ist das ganze
att auch im fertigen
leicht als ein ver-
s zu erkennen.
it minder wichtig für
nnung des gesamm-
plans einer Blüthe
sonders der wirklich
enen Zahlen- und
sverhältnisse ist die
hsung der neben ein-
einem Kreise stehen-
bgefässe; bei Cucur-
B. sind der Anlage
nf solche vorhanden,
det aber später nur
n denen jedoch zwei
sind als das dritte;
durch seitliche Ver-

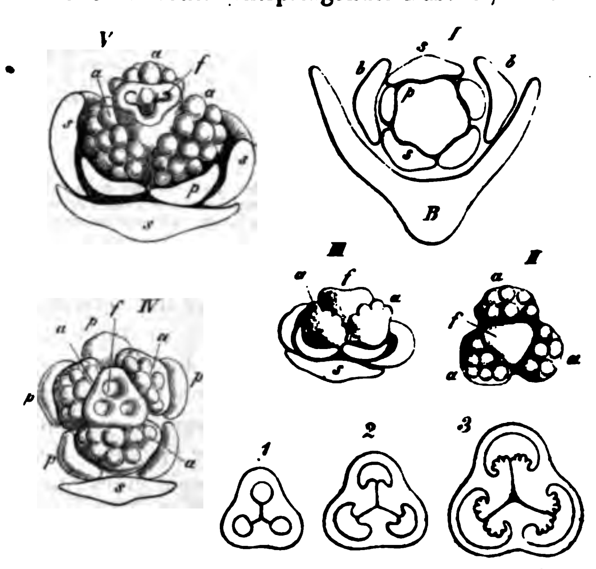
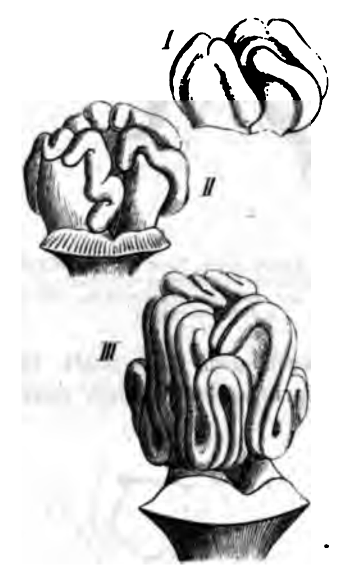


Fig. 336. Entwickelung der Blüthe von Hypericum perforatum. *I* junge Blüthenknospe in der Axel ihres Deckblattes *B*, mit ihren beiden Vorblättern *bb*; *s* die Kelchblätter, *p* erste Andeutung der Petala. *II* Mittlerer Theil einer etwas älteren Knospe, *f* Anlage des Fruchtknotens, *aaa* die drei Stamina mit ihren als Protuberanzen auftretenden Zweiganlagen; *III* eine Blüthenknospe von fast gleichem Alter wie *II*, aber von der Seite gesehen; *s* ein Kelchblatt, *aa* die Stamina, *f* der Fruchtknoten. *IV* und *V* weiter vorgerückte Blüthenknospen, die Buchstaben von derselben Bedeutung wie bei *I*, *II*, *III*. — 1, 2, 3 Fruchtknoten in verschiedenen Entwickelungszuständen quer durchschnitten.

schmelzung je zweier Staubblätter entstanden: die Filamente legen sich hier z
einer centralen Säule zusammen, an welcher (wie Fig. 337 *III* zeigt) die Pollen
säcke stärker als jene in die Länge wachsend, darmartige Windungen beschreibe

Verwickelter und schwerer verständlich werden die Verhältnisse, wen
gleichzeitig Verwachsung und Verzweigung der Staubblätter eintritt, wie bei de
Malvaceen. Bei Althaea rosea z. B. bildet das Androeceum eine häutige rin
geschlossene Röhre, welche das Gynaeceum vollständig einhüllt; auf der Aussen
seite dieser Röhre stehen fünf senkrechte unter sich parallele Doppelreihen vo
langen Filamenten, deren jedes (vergl. Fig. 338 *B*) sich selbst wieder in zw



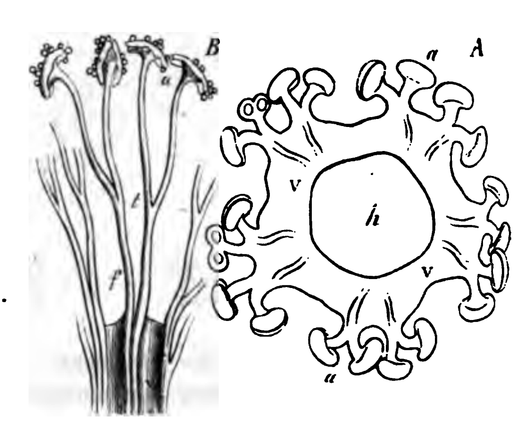


Fig. 338. Althaea rosea: *A* Querschnitt durch das junge Androe
ceum; *B* ein Stück der Röhre eines reifen Androeceums mit ein
gen Staubfäden; *h* Hohlraum der Röhre, *v* Substanz der Röhr
a die Antheren; *t* die Stelle, wo das Filament sich theilt, *f* di
Stelle, wo zwei Filamente aus der Röhre entspringen. (*A* ist vi
stärker vergr. als *B*).

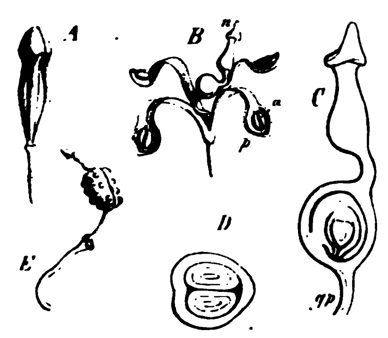
Fig. 337. Cucurbita Pepo, Entwickelung des Androeceums nach Payer; in allen drei Figuren steht das einfach
Staubblatt rechts, hinten und links je ein paariges, aus zweien verwachsenes Staubgefäss. Die Antheren wachse
stark in die Länge und machen krause Windungen.

Schenkel spaltet (*t*): jeder derselben trägt eine Antherenhälfte. Die Entwicke-
lungsgeschichte und die Vergleichung mit verwandten Formen zeigt nun, dass di
erwähnte Röhre aus fünf Staubblättern durch seitliche Verschmelzung entsteht
die mit einander verschmelzenden Ränder aber erzeugen Doppelreihen von seit-
lichen Auszweigungen, nämlich von Filamenten, die sich dann selbst wiede
zweischenkelig spalten; der Querschnitt der jungen Androeceumröhre bei Fig. 338 *A*
zeigt diese Doppelreihen gespaltener Filamente deutlich; der zwischen zwei sol-
chen liegende Theil *v* ist als der Körper eines Staubblattes zu betrachten, dessen
Ränder rechts und links je eine einfache Reihe von Filamenten als Lacinien oder
Auszweigungen tragen [1]; bei Tilia, wo die fünf primordialen Staubblätter sich
ebenfalls an den Rändern verzweigen und an den Auszweigungen die Antheren

1) Das Fremdartige dieser Auffassung wird schwinden, wenn man sich das Verhalten
eines Fruchtknotens mit klappig verwachsenen Carpellen vorstellt, wo die Samenknospen in
Doppelreihen an den Verwachsungsrändern (Placenten) entstehen; was hier nach innen, be
der Samenknospen, geschieht dort nach aussen bei der Bildung der Filamente.

lden, bleiben die Staubblätter unter sich frei, im Uebrigen sind die Verhältnisse ær ganz ähnlich (vergl. Payer l. c.).

Die Staubgefässe erleiden durch intercalares Wachsthum des Gewebes des lüthenbodens in der Gegend ihrer Insertion nicht selten auffallende Verschie- ıngen, die ebenfalls gewöhnlich als Verwachsungen bezeichnet werden. Auf iese Art verwachsen sie häufig mit dem Perianthium oder der Corolle; im fertigen ustand scheinen dann die Filamente aus der Innenfläche der Hüllblätter zu ent- ›ringen; die frühesten Entwickelungszustände zeigen jedoch, dass die Hüllblätter nd Staubgefässe nach einannder und gesondert aus dem Blüthenboden her- ortreten; erst später beginnt dann ein intercalares Wachsthum an derjenigen telle des Blüthenbodens, aus welcher beide entspringen; so wächst nun eine amelle hervor, welche in ihrer Structur als das Basalstück des betreffenden üllblattes sich darstellt, und welche zugleich das Staubblatt trägt, so dass es ıssieht, als ob dieses aus der Mitte der Innenfläche desselben entspringe, wie in ig. 339 *B*, wo *p* ein Perigonblatt, *a* eine an diesem sitzende Anthere ist; beide



ig. 339. Blüthe von Mauglesia glabrata (einer Proteacee): vor dem Aufblühen; *B* entfaltet, *C* das Gynaeceum, *gp* Gy- ›phorum, *D* Querschnitt des Fruchtknotens, *E* reifende Frucht auf ihrem Stiel.

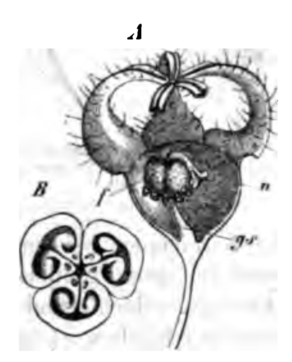


Fig. 340. Blüthe von Sterculia Balanghas: *gs* das Gynophorum, *f* Fruchtknoten, *n* Narbe; *B* der Querschnitt des Fruchtknotens.

anden anfangs getrennt über einander an dem jungen Blüthenboden, das unter- alb *a* und *p* liegende Blattstück ist erst viel später durch intercalares Wachs- ıum entstanden und hat gleichzeitig das eigentliche Perigonblatt *p* und das Staub- efäss *a* emporgehoben. Besonders häufig ist diese Art der Verwachsung in solchen lüthen, deren Corollentheile auch unter sich seitlich zu einer Röhre verwachsen ind (Compositen, Labiaten, Valerianeen u. s. w.). — Andrerseits können die taubblätter aber auch mit dem Gynaeceum in verschiedener Weise »verwach- en«: bei Sterculia Balanghas (Fig. 340 *A*) ist das Verhältniss nur ein schein- ares, es beruht hier einfach darauf, dass die kleinen dicht unter dem Frucht- noten sitzenden Staubgefässe sammt diesem durch Streckung eines Theils des lüthenbodens mit emporgehoben werden: ihrer Kleinheit wegen erscheinen sie ls blosses Anhängsel des grossen Fruchtknotens; der beiderlei Organe tragende heil, das Gynophorum, ist hier also ein Internodium der Blüthenaxe. Viel com- licirter gestaltet sich die Bildung des echten Gynostemiums, welches oberhalb nes unterständigen Fruchtknotens sich bildet, wie bei den Aristolochien und ›ch mehr bei den Orchideen, wo diese Verwachsungen und Verschiebungen der

Blüthentheile noch mit Abortus gewisser Glieder verbunden sind; da die Verhältnisse im Anhang noch erläutert werden, so mag hier die Betrachtu der Fig. 341 genügen, welche die Blüthe von Cypripedium nach Wegnahr des Perigons *pp* von der Seite (*A*), von hinten (*B*) und von vorn (*C*) zeigt; *f* der unterständige Fruchtknoten, *gs* das Gynostemium, dieses entstanden dur Verwachsung dreier Staubgefässe, von denen zw (*aa*) fertil sind, das dritte (*s*) aber ein steri Staminodium darstellt mit dem Carpell, dess vorderer Theil die Narbe *n* trägt. Hier besteht d Gynostemium ganz aus verwachsenen Blatt g bilden, aus den Basalstücken der Staubblätter u Fruchtblätter, die beide am oberen Rande d ausgehöhlten Blüthenbodens, der den unterstä digen Fruchtknoten (*b*) bildet, entspringen (ver unten die Entwickelung und Deutung der Orch deenblüthe).



Fig. 341. Blüthe von Cypripedium Calceolus, nach Wegnahme des Perigons *pp* (s. den Text).

Die Grösse und Form der Staubgefässe nicht selten innerhalb einer und derselb Blüthe verschieden; so sind z. B. bei den Cr ciferen zwei kürzere und vier längere, bei d Labiaten zwei kürzere und zwei längere Staul fäden vorhanden; die Androecien werden diesen Fällen als tetradynamisch und didyn misch bezeichnet; bei Centradenia sind sie, wie Fig. 333 *A* und *B* zeigt, nicht nu verschieden gross, sondern auch verschieden gegliedert. — Gestützt auf die Ent wickelungsgeschichte und die Vergleichung der Stellungs- und Zahlenverhältnis verwandter Blüthen ist man aber sogar berechtigt, auch von Staubblättern ohn Anthere zu reden, denen also das physiologisch charakteristische Merkmal fehlt so finden sich bei Geranium zwei Kreise fertiler Staubgefässe, bei dem nahe ver wandten Erodium sind aber die des einen Kreises ohne Antheren; gewöhnlic erleiden solche sterile Staubblätter oder Staminodien weitere Metamorphose wodurch sie den fertilen unähnlich, nicht selten corollinisch werden, wie di innersten Staubblätter bei Aquilegia, oder sie nehmen ganz besondere Formen a wie bei Cypripedium Fig. 341 *s*; bei manchen Gesneraceen tritt an Stelle de einen, hinteren Staubgefässes ein drüsenartiges Gebilde, ein Nectarium auf (verg die Abbildung von Columnea weiter unten). Derartige Metamorphosen könne als erste Schritte zur Herstellung des Abortus gelten, der dahin führt, dass end lich an der Stelle, wo ein Staubgefäss erscheinen sollte, ein leerer Platz in de Blüthe übrig bleibt, wie bei den mit den Gesneraceen nahe verwandten Labiaten wo an der Stelle jenes Staminodiums überhaupt keinerlei Neubildung mehr statt findet; statt der fünf Staubblätter, auf welche der Bauplan der Blüthe hinweist sind also nur vier vorhanden, selbst die erste Anlage des fünften (hinteren) unter bleibt ganz, wie Fig. 342 zeigt. Derartige Vorkommnisse rechtfertigen durchau die Annahme des Abortus auch in solchen Fällen, wo das fehlende Organ nich erst während der Entwickelung schwindet, sondern von vorn herein ausbleib nr die Vergleichung mit den Zahlen- und Stellungsverhältnissen nahe ver Pflanzen die Annahme, dass hier Etwas ausfällt, rechtfertigt; ihr

chere Basis gewinnt die Annahme eines derartigen Abortus aber erst durch die escendenztheorie.

Die Zahl der Staubgefässe in einer Blüthe beschränkt sich nur selten auf eines der zwei, gewöhnlich sind sie gleich den Hüllblättern in grösserer Zahl vorhanden und dann rosettenförmig, entweder in spiraliger Stellung oder in Quirlen ngeordnet. Sind die Hüllblätter piralig gestellt, so sind es auch ewöhnlich die Staubblätter und re Zahl pflegt dann eine sehr eträchtliche und unbestimmte zu ein, wie bei Nymphaea, Magnolia, anunculus, Helleborus, sie kann ber auch in diesem Falle definirt nd gering sein.

Viel häufiger sind aber die taubblätter in einen oder mehrere uirle geordnet, die dann meist nter sich und mit denen der Hülle leichzählig sind und alterniren, och kommen zahlreiche Abweichungen von dieser Regel vor, nicht elten veranlasst durch Abortus inzelner Glieder oder ganzer Quirle, ber auch durch Vermehrung derelben oder durch Superposition onsecutiver Quirle; nicht selten eten an Stelle eines einzelnen dicht eben einander zwei oder selbst ehr Staubgefässe auf (Dédoublement); Verhältnisse, die nicht selten schwierig u ermitteln, für die Bestimmung der natürlichen Verwandtschaft aber von grossen erth sind und unten noch näher beleuchtet werden sollen.

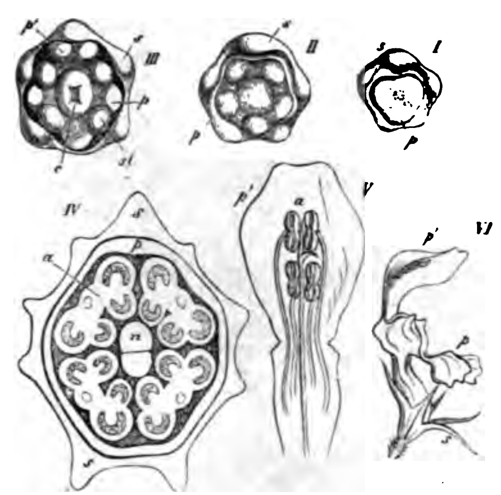


Fig. 342. Entwickelungszustände der Blüthe von Lamium album. *I, II, III* von oben gesehen, sehr junge Knospen: *I* nach Anlage der Sepala *s*, *II* nach der der Petala *p*, *III* nach Anlage der Stamina *st* und der Carpelle *c*; *IV* Querschnitt einer älteren Knospe; *s* die Röhre des gamosepalen Kelches, *p* der gamopetalen Corolle, *a* Antheren, *n* Narben; *V* Oberlippe der Corolle mit den epipetalen Staubgefässen, *VI* ganze fertige Blüthe von der Seite.

5) **E n t w i c k e l u n g   d e s   P o l l e n s   u n d   d e r   A n t h e r e n w a n d** [1]. Die ier zunächst folgende Darstellung trifft einstweilen nur die gewöhnlichen Fälle, o der Pollen in vier Antherenfächern (Loculamenten) entsteht und vereinzelte örner bildet, welche aus der sich öffnenden Anthere ausfallen; einige der wichgeren Ausnahmen werden weiter unten noch erwähnt.

Unmittelbar nach dem ersten Sichtbarwerden der Hüllblätter oder des inneren Kreises derselben als rundliche Protuberanzen am Umfang des Blüthenbodens eten die Anlagen der Staubblätter in ähnlicher Form hervor, gewinnen aber eist einen beträchtlichen Vorsprung im Wachsthum vor der Corolle, die nicht elten längere Zeit in einem sehr rudimentären Zustand verweilt. Sehr bald zeigt er aus homogenem Urmeristem bestehende Körper die Umrisse der beiden durch s Connectiv verbundenen Antherenhälften, das Filament ist dann noch sehr urz, es wächst auch später noch langsam, um endlich vor dem Aufblühen durch

1) Nägeli: zur Entwickelungsgesch. des Pollens. Zürich 1842, und Hofmeister: neue iträge zur Kenntniss der Embryobildung der Phanerogamen. II. Monocotyledonen.

kräftiges intercalares Wachsthum sich rascher zu verlängern. Wenn an der jungen Anthere äusserlich die vier Pollensäcke als Längswülste hervortreten, so differenzirt sich in der Längsrichtung eines jeden eine Zellschicht[1] durch stärkeres

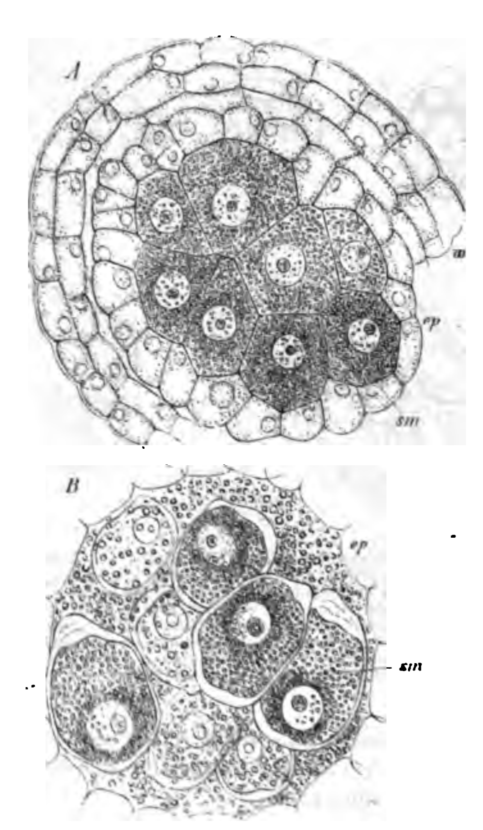


Fig. 343. Funkia cordata: *A* Querschnitt durch einen jungen Pollensack vor der Isolirung der Mutterzellen *sm*; *ep* das Epithel, welches das Loculament auskleidet; *w* Wandung des Pollensackes. — *B* das Loculament des Pollensackes nach Isolirung der Mutterzellen *sm*; *ep* Andeutung des Epithels (500). Die weitere Entwickelung der Pollenmutterzellen und des Pollens vergl. Fig. 344 und 345.

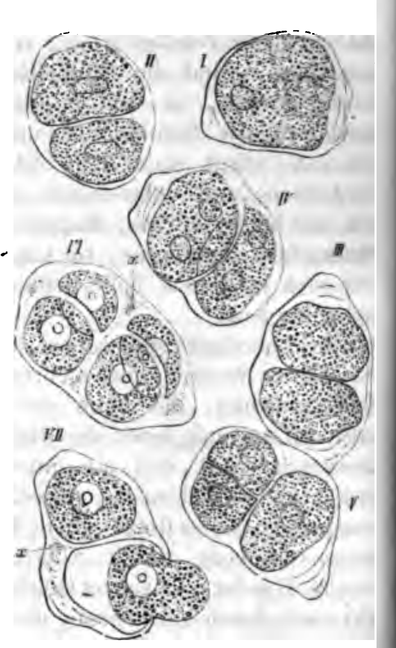


Fig. 344. Funkia ovata. Pollenbildung, nach 550mal. Vergr. (S. d. Text.) Bei *VII* ist die eine Tochterzellhaut durch Einsaugung von Wasser geplatzt, der Protoplasmakörper derselben drängt sich durch den Riss heraus und bleibt vor diesem, sphärisch abgerundet, liegen.

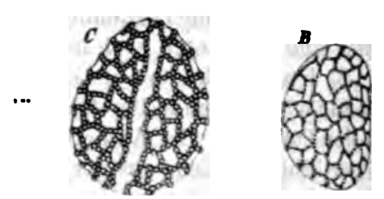


Fig. 345. *B* eine junge Pollenzelle von Funkia ovata; die nach aussen vorspringenden knopfartigen Verdickungen sind noch klein, bei der älteren Pollenzelle *C* grösser; sie sind nach netzartig verbundenen Linien angeordnet.

1) Ueber die erste Anlegung der Pollenurmutterzellen verdanke ich Herrn Dr. Warming folgende briefliche Mittheilung: »Bei Anlegung der Pollenurmutterzellen theilen sich die Zellen der äussersten unter der Epidermis liegenden Periblemschicht durch tangentiale Wände 1—3 mal und die äussersten der so entstandenen Zellen wohl auch durch radiale Wände. Bei den genauer untersuchten Pflanzen (Hyoscyamus, Datura, Cyclanthera, Euphorbia) wird die innerste Schicht der so entstandenen Zellen unmittelbar zu den Pollen-Urmutterzellen; von den zwischen ihnen und der Epidermis liegenden Zellenschichten werden die inneren aufgelöst, so dass gewohnlich nur noch eine Schicht zurückbleibt, um mit der Epidermis zusam[illegible] und der Anthere zu bilden.«

Wachsthum und Verlangsamung der Theilungen, die in dem umliegenden Meristem rascher stattfinden; jene Zellenschicht besteht aus den Urmutterzellen des Pollens, die durch einige weitere Theilungen einen länglichen Complex von gewebeartig verbundenen Mutterzellen erzeugen (Fig. 343 *A*, *sm*, Fig. 346 *m*), der ganze grosszellige Complex ist auf der Aussenseite von einer mehrschichtigen, kleinzelligen Gewebelage, der künftigen Wand des Pollensackes umgeben (Fig. 343 *A*); die innerste, um den ganzen Mutterzellencomplex sich fortsetzende Schicht bildet sich schon frühzeitig zu einem zarten, dünnwandigen, mit grobkörnigen Protoplasma erfüllten Epithel (*ep*) um, dessen Zellen sich gewöhnlich radial theilen und strecken, später aber zerstört werden, ähnlich wie die innere Zellenschicht im Sporangium der Gefässkryptogamen; die Ausbildung der äusseren Zellschichten, welche später das Aufspringen der Wand bewirken, erfolgt erst

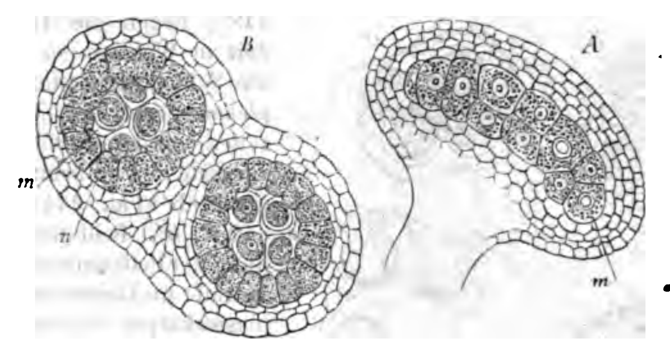


Fig. 346. Althaea rosea: *A* Pollensack von der Seite gesehen, *B* Querschnitt einer Antherenhälfte, die beiden Pollensäcke zeigend; *m* die Pollenmutterzellen, in *A* noch gewebeartig verbunden, in *B* schon in je vier Pollenzellen getheilt: *n* das Epithel des Loculaments. (Jede Antherenhälfte aus zwei Pollensäcken bestehend, wird hier von einem langen Ast des Filaments getragen).

viel später. — Die anfangs dünnwandigen grossen Sporenmutterzellen (*sm* Fig. 343 *A*) verdicken ihre Wandungen sehr beträchtlich und gewöhnlich ungleichmässig (Fig. 344, 347 *A*), die Verdickungsmasse ist meist deutlich geschichtet. Bei vielen Monocotyledonen trennen sich nun die Mutterzellen vollständig, das Loculament erweitert sich, und jene schwimmen einzeln oder in Gruppen zusammenhängend in einer den Hohlraum erfüllenden körnigen Flüssigkeit, wie Fig. 343 *B* zeigt, ein Verhalten, welches lebhaft an die Sporenbildung der Gefässkryptogamen erinnert. In anderen Fällen jedoch, z. B. bei vielen Dicotyledonen (Tropaeolum, Althaea u. a.) isoliren sich die sehr dickwandigen Mutterzellen nicht, sie erfüllen das Loculament vollständig, können aber gewöhnlich nach Zerreissung der Antherenwand in Wasser aus einander fallen. — Mit der Zellhautverdickung ist eine Abrundung des Protoplasmakörpers verbunden, dessen centraler grosser Zellkern sich auflöst, wenn die Vorbereitung zur Bildung der Pollenzellen eingeleitet wird. Statt des verschwundenen (aufgelösten) treten nun entweder zunächst zwei neue Kerne auf, denen sofort eine simultane Zweitheilung folgt (wie in Fig. 344 *I*, *II*), oder sie lösen sich wieder auf, und an ihrer Stelle treten vier Kerne auf, die dann die simultane Viertheilung einleiten, Fälle, die zumal unter den Monocotylen bei den Liliaceen beobachtet werden, — oder aber, und zumal bei den Dicotylen, es entstehen sofort nach Auflösung des Mutterzell–

kräftiges intercalares Wachsthum sich rascher zu verlängern. Wenn an d
Anthere äusserlich die vier Pollensäcke als Längswülste hervortreten, so
zirt sich in der Längsrichtung eines jeden eine Zellschicht[1] durch

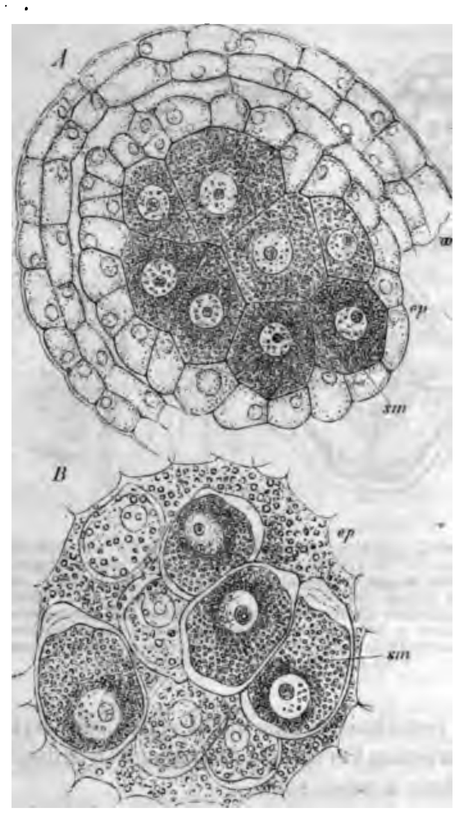


Fig. 343. Funkia cordata: *A* Querschnitt durch einen jungen Pollensack vor der Isolirung der Mutterzellen *sm*; *ep* das Epithel, welches das Loculament auskleidet; *w* Wandung des Pollensackes. — *B* das Loculament des Pollensackes nach Isolirung der Mutterzellen *sm*; *ep* Andeutung des Epithels (500). Die weitere Entwickelung der Pollenmutterzellen und des Pollens vergl. Fig. 344 und 345.

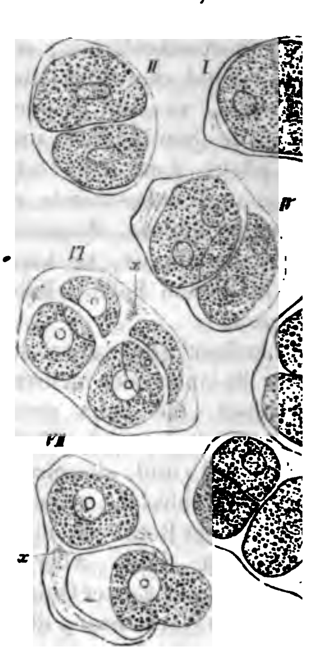


Fig. 344. Funkia ovata. Pollenbildu mal. Vergr. (S. d. Text.) Bei *VII* Tochterzellhaut durch Einsaugung geplatzt, der Protoplasmakörper ders sich durch den Riss heraus und bleib sphärisch abgerundet, lieg

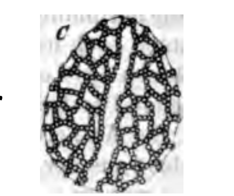




Fig. 345. *B* eine junge Pollenzelle ovata; die nach aussen vorspring artigen Verdickungen sind noch kl älteren Pollenzelle *C* grösser; sie sin artig verbundenen Linien angeo

1) Ueber die erste Anlegung der Pollenurmutterzellen verdanke ich Herrn Dr. [...]liche Mittheilung: »Bei Anlegung der Pollenurmutterzellen theilen sich [...] (unter der Epidermis liegenden) Periblemschicht durch tangentia[...] die äussersten der so entstandenen Zellen wohl auch durch radia[...] untersuchten Pflanzen (Hyoscyamus, Datura, Cyclanthera, Eupho[...] icht der so entstandenen Zellen unmittelbar zu den Pollen-Urmu[...] ihnen und der Epidermis liegenden Zellenschichten werden d[...] wöhnlich nur noch eine Schicht zurückbleibt, um mit der Epi[...] Anthere zu bilden.«

kräftiges intercalares Wachsthum sich rascher zu verlängern. Wenn an der jungen Anthere äusserlich die vier Pollensäcke als Längswülste hervortreten, so differenzirt sich in der Längsrichtung eines jeden eine Zellschicht [1] durch stärkeres

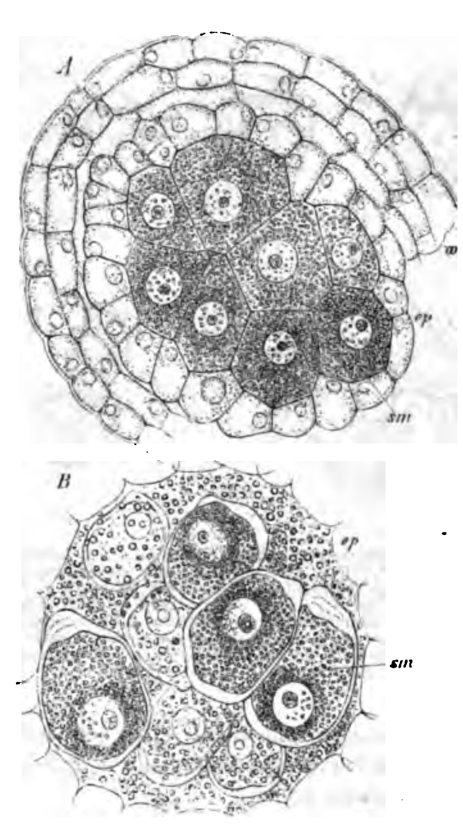


Fig. 343. Funkia cordata: *A* Querschnitt durch einen jungen Pollensack vor der Isolirung der Mutterzellen *sm*; *ep* das Epithel, welches das Loculament auskleidet; *w* Wandung des Pollensackes. — *B* das Loculament des Pollensackes nach Isolirung der Mutterzellen *sm*; *ep* Andeutung des Epithels (500). Die weitere Entwickelung der Pollenmutterzellen und des Pollens vergl. Fig. 344 und 345.

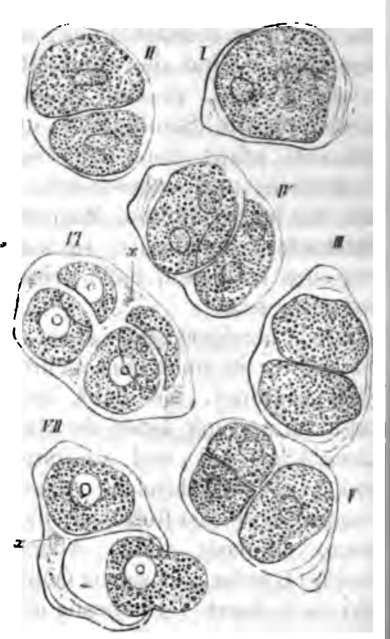


Fig. 344. Funkia ovata. Pollenbildung, nach 550-mal. Vergr. (S. d. Text.) Bei *VII* ist die eine Tochterzellhaut durch Einsaugung von Wasser geplatzt, der Protoplasmakörper derselben drängt sich durch den Riss heraus und bleibt vor diesem, sphärisch abgerundet, liegen.

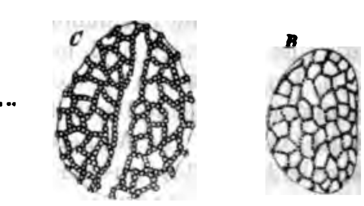


Fig. 345. *B* eine junge Pollenzelle von Funkia ovata; die nach aussen vorspringenden knopfartigen Verdickungen sind noch klein, bei der älteren Pollenzelle *C* grösser; sie sind nach netzartig verbundenen Linien angeordnet.

1) Ueber die erste Anlegung der Pollenurmutterzellen verdanke ich Herrn Dr. Warming folgende briefliche Mittheilung: »Bei Anlegung der Pollenurmutterzellen theilen sich die Zellen der äussersten (unter der Epidermis liegenden) Periblemschicht durch tangentiale Wände 1—3 mal und die äussersten der so entstandenen Zellen wohl auch durch radiale Wände. Bei den genauer untersuchten Pflanzen (Hyoscyamus, Datura, Cyclanthera, Euphorbia) wird die innerste Schicht der so entstandenen Zellen unmittelbar zu den Pollen-Urmutterzellen; von den zwischen ihnen und der Epidermis liegenden Zellenschichten werden die inneren aufgelöst, so dass gewöhnlich nur noch eine Schicht zurückbleibt, um mit der Epidermis zusammen die Wand der Anthere zu bilden.«

Vachsthum und Verlangsamung der Theilungen, die in dem umliegenden Meristem rascher stattfinden; jene Zellenschicht besteht aus den Urmutterzellen des Pollens, die durch einige weitere Theilungen einen länglichen Complex von gewebeartig verbundenen Mutterzellen erzeugen (Fig. 343 *A*, *sm*, Fig. 346 *m*), der ganze grosszellige Complex ist auf der Aussenseite von einer mehrschichtigen, kleinzelligen Gewebelage, der künftigen Wand des Pollensackes umgeben (Fig. 343 *A*); die innerste, um den ganzen Mutterzellencomplex sich fortsetzende Schicht bildet sich schon frühzeitig zu einem zarten, dünnwandigen, mit grobkörnigen Protoplasma erfüllten Epithel (*ep*) um, dessen Zellen sich gewöhnlich radial theilen und strecken, später aber zerstört werden, ähnlich wie die innere Zellenschicht im Sporangium der Gefässkryptogamen; die Ausbildung der äusseren Zellschichten, welche später das Aufspringen der Wand bewirken, erfolgt erst

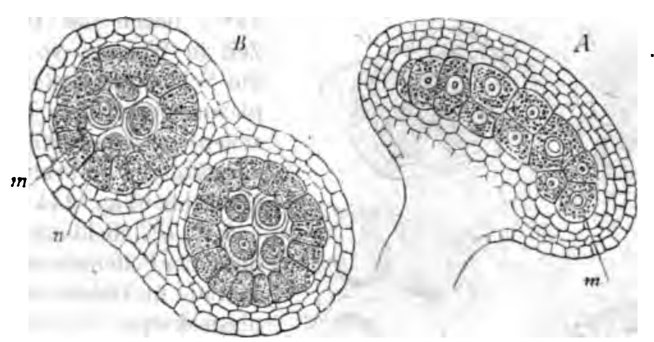


Fig. 346. Althaea rosea: *A* Pollensack von der Seite gesehen, *B* Querschnitt einer Antherenhälfte, die beiden Pollensäcke zeigend; *m* die Pollenmutterzellen, in *A* noch gewebeartig verbunden, in *B* schon in je vier Pollenzellen getheilt; *n* das Epithel des Loculaments. (Jede Antherenhälfte aus zwei Pollensäcken bestehend, wird hier von einem langen Ast des Filaments getragen).

viel später. — Die anfangs dünnwandigen grossen Sporenmutterzellen (*sm* Fig. 343 *A*) verdicken ihre Wandungen sehr beträchtlich und gewöhnlich ungleichmässig (Fig. 344, 347 *A*), die Verdickungsmasse ist meist deutlich geschichtet. Bei vielen Monocotyledonen trennen sich nun die Mutterzellen vollständig, das Loculament erweitert sich, und jene schwimmen einzeln oder in Gruppen zusammenhängend in einer den Hohlraum erfüllenden körnigen Flüssigkeit, wie Fig. 343 *B* zeigt, ein Verhalten, welches lebhaft an die Sporenbildung der Gefässkryptogamen erinnert. In anderen Fällen jedoch, z. B. bei vielen Dicotyledonen (Tropaeolum, Althaea u. a.) isoliren sich die sehr dickwandigen Mutterzellen nicht, sie erfüllen das Loculament vollständig, können aber gewöhnlich nach Zerreissung der Antherenwand in Wasser aus einander fallen. — Mit der Zellhautverdickung ist eine Abrundung des Protoplasmakörpers verbunden, dessen centraler grosser Zellkern sich auflöst, wenn die Vorbereitung zur Bildung der Pollenzellen eingeleitet wird. Statt des verschwundenen (aufgelösten) treten nun entweder zunächst zwei neue Kerne auf, denen sofort eine simultane Zweitheilung folgt (wie in Fig. 344 *I*, *II*), oder sie lösen sich wieder auf, und an ihrer Stelle treten vier Kerne auf, die dann die simultane Viertheilung einleiten, Fälle, die zumal unter den Monocotylen bei den Liliaceen beobachtet werden, — oder aber, und zumal bei den Dicotylen, es entstehen sofort nach Auflösung des Mutterzell-

kerns simultan vier neue Kerne, die sich in Punkte einer Fläche oder na Ecken eines Tetraëders lagern, worauf sich der Protoplasmakörper vierlapp schnürt, so dass je ein Kern das Centrum eines der Lappen bildet; währe ser Einschnürung wächst die dicke Mutterzellhaut von aussen nach inn Einfaltung des Protoplasmakörpers folgend nach, bis endlich die vier währ succedanen Theilung sich rundenden Protoplasmaklumpen ganz getrennt Höhlungen der Mutterzellhaut liegen (Fig. 347 *A* bis *E*); um jede Theilz Tetrade differenzirt sich di masse in concentrische Sch systeme (die sogen. Speciali zellen), die von gemeinsam ganze Tetrade umlaufenden ten umhüllt werden (Fig. 348), liegen die Tetraden Zeit in Wasser, so platzen die Schichtencomplexe, die plasmakörper der jungen zellen werden durch den Ri ausgestossen und runden sic risch ab (Fig. 344 *VII* u 347 *F*, *G*). Bald nach der dung der Pollenmutterzelle z Tetrade umkleidet sich jede plasmakörper mit einer neu fangs sehr dünnen Zellhaut, mit der innersten Schic Complexes nicht zusamme wie ihre Ablösung durch Con in Alkohol deutlich zeigt; d die eigentliche Pollenzellha sich nun rasch verdickt, sich äussere cuticularisirte un innere reine Zellstoffschal Exine und Intine, differenzi bedeckt sich auf ihrer A seite mit Stacheln (Fig. 3 Warzen (Fig. 345), Leisten, men u. s. w., während di

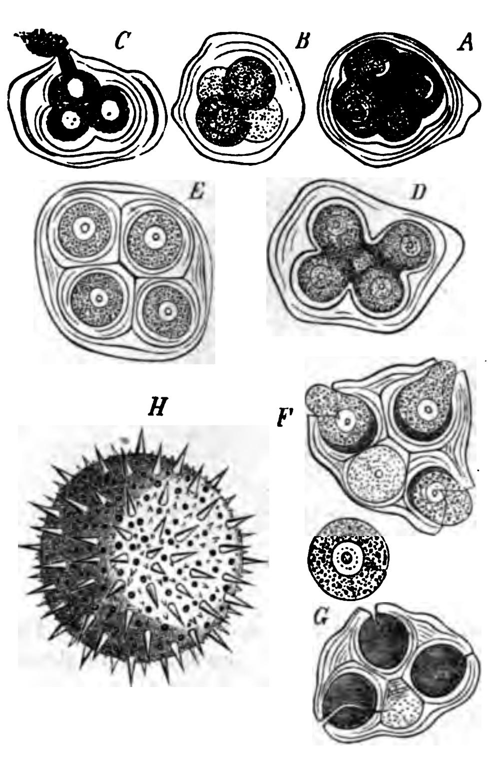


Fig. 347. Althaea rosea: Viertheilung der Pollenmutterzellen *A*—*E*; bei *F* und *G* eine Tetrade, deren Specialmutterzellhäute unter Einfluss des Wassers platzen und die Protoplasmakörper der jungen Pollenzellen austreten lassen. *H* ein ausgewachsenes Pollenkorn von aussen gesehen bei gleicher Vergr. (Vergl. Fig. 11. p. 15).

an bestimmten Stellen beträchtliche nach innen vorpringende Verdickunge (Fig. 348 *v*), die später bei der Bildung des Pollenschlauchs sich beth Während dieser Vorgänge lösen sich nun die Schichtencomplexe der langsam auf, in dem ihre Substanz verschleimt und ihre Form endlich vers det; es kann ihre Desorganisation im Inneren der Mutterzellhaut (wie b 344 *VII*, *x*) oder aussen an derselben (Fig. 348 *sg*) beginnen. Durch di lösung des Gehäuses, in welchem die jungen Pollenzellen bisher eingesc waren, werden sie nun frei, sie fallen aus einander und schwimmen in Antherenfach ausfüllenden körnigen Flüssigkeit, innerhalb welcher sie ihre

ve Ausbildung und Grösse erlangen, wobei die erwähnte Flüssigkeit verbraucht ird, so dass schliesslich die reifen Pollenkörner als staubartige Masse den Raum es Antherenfaches erfüllen.

Das reife Pollenkorn der Angiospermen [1]) erfährt keine Theilungen mehr, wie as der Gymnospermen; es bleibt einzellig, der Pollenschlauch entwickelt sich uf der Narbe des weiblichen Geschlechtsorgans unmittelbar als eine Ausstülpung er Intine, welche die Exine an meist bestimmten, vorgebildeten Stellen durchricht; nicht selten sind solcher Austrittstellen mehrere oder selbst sehr zahleiche (Fig. 349 *a*, 350 *o*) vorhanden und die Möglichkeit zur Bildung eben so ieler Pollenschläuche aus einem Korn gegeben, doch wächst meist nur einer räftig fort, um die Befruchtung zu vermitteln. Abgesehen von der erwähnten culptur der Exine selbst hängt die ussere Form und Hautstructur der ollenkörner vorwiegend davon ab, wie iele Austrittstellen und in welcher nordnung sie sich bilden, ob die Exine n diesen Stellen bloss dünner ist und ie Intine hier warzenartig vortritt (Fig. 49), oder ob sich hier rundliche Stücke erselben wie Deckel ablösen (Cucuritaceen, Passiflora), oder ob sie durch piralige Risse sich in Bänder spaltet, ie bei Thunbergia (Fig. 38, p. 36) . s. w. An den Austrittstellen ist die ntine meist dicker, oft bildet sie hier albkugelige Protuberanzen, die bei der ildung des Pollenschlauchs das erste aterial liefern (Fig. 350 *i*), oder die xine bildet nur dünnere Längsstreifen, ie sich am trockenen Pollenkorn einllen Gladiolus, Yucca, Helleborus . a.). — Häufig ist die Intine auch leichmässig und continuirlich verdickt, ie bei Canna, Strelitzia, Musa, Persea, nd in diesem Falle scheinen (nach Schacht) bestimmte Austrittstellen ir den Pollenschlauch nicht vorgebildet. Die Zahl der eigenthümlich organiirten Austrittstellen ist bei jeder Pflanzenart, oft bei ganzen Gattungen und amilien bestimmt: eine bei der Mehrzahl der Monocotylen und wenigen Dicoilen; zwei bei Ficus, Justicia u. a.; drei bei den Onagrarieen, Proteaceen, Cupuferen, Geraniaceen, Compositen, Borragineen; vier bis sechs bei Impatiens, strapaea, Alnus, Carpinus; viele bei den Convolvulaceen, Malvaceen, Alsineen . a. Schacht l. c.). — Die Exine ist seltener glatt, meist auf der Aussenseite it den erwähnten Sculpturen besetzt. Ist sie sehr dick, so lässt sie nicht selten chichten von verschiedener Structur und Consistenz erkennen, und zuweilen eten in radialer Richtung, die Dicke der Exine durchsetzend, Differenzirungen

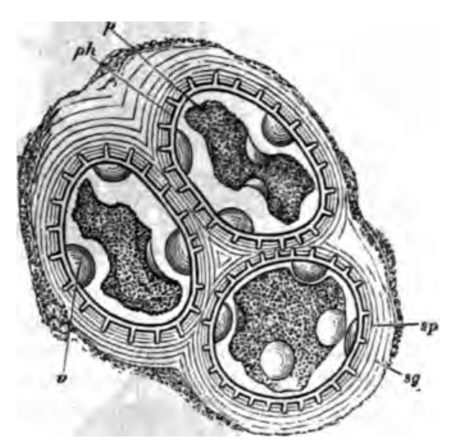


Fig. 348. Pollenmutterzelle von Cucurbita Pepo; *sg* die in Auflösung begriffenen äusseren gemeinsamen Schichten der Mutterzelle, *sp* die sogen. Specialmutterzellen, bestehend aus Schichtencomplexen der Mutterzelle, welche die jungen Pollenzellen umgeben; auch sie werden später aufgelöst; *ph* die Haut der Pollenzelle, ihre Stacheln wachsen nach aussen und durchbohren die Specialmutterzelle; *r* halbkugelige Zellstoffablagerungen an der Pollenzellhaut, aus denen sich später die Pollenschläuche bilden; *p* der contrahirte Protoplasmakörper der Pollenzelle (das Präparat war durch Zerschneiden einer seit Monaten in absolutem Alkohol liegenden Anthere gewonnen. (550).

1) Specielleres bei Schacht in Jahrb. f. wiss. Bot. II, 149 und Luerssen, ibidem VII, p. 34.

auf (Fig. 350), die ihr manchmal das Ansehen geben, als ob sie aus stabförmigen, prismatischen Stücken oder wabenartig verbundenen Lamellen u. s. w. bestände: Structurverhältnisse, welche an die des Exosporiums der Marsiliaceen erinnern und wie bei diesen wahrscheinlich nur auf einer weiteren Ausbildung der radialen Streifung beruhen, vielleicht mit späterer Auflösung der weichen Areolen und Verhärtung der dichteren Stellen (p. 31). — Der Inhalt des reifen Pollenkorns. die Fovilla der älteren Botaniker, besteht gewöhnlich aus dichtem grobkörnigem Protoplasma, in welchem Stärkekörnchen und Oeltröpfchen sich nachweisen lassen; platzt das Korn in Wasser, so tritt die Fovilla in schleimig cohärenten, oft

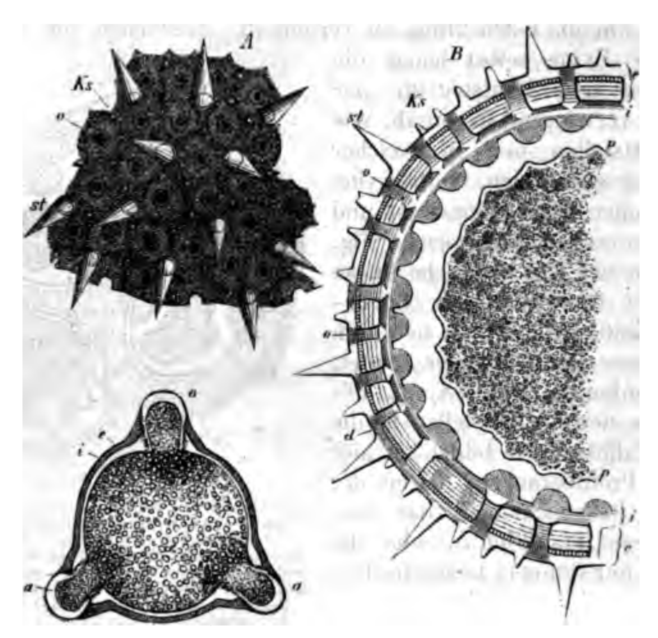


Fig. 349. Fig. 350.

Fig. 349. Pollenkorn von Epilobium angustifolium im optischen Durchschnitt: *a a a* die Austrittstellen für die Intine *i*, die dort verdickt ist, während sich die Exine *e* daselbst verdünnt (500).

Fig. 350. Pollenkorn von Althaea rosea: *A* ein Stück der Exine von aussen gesehen, *B* die Hälfte eines sehr dünnen äquatorialen Durchschnitts des Korns: *st* grosse Stacheln, *ks* kleine Stacheln der Exine, *o* Löcher der Exine: *e* die Exine, *i* die Intine: *p* der Protoplasmakörper des Pollenkorns von der Intine zurückgezogen (800).

darmartig gewundenen Massen hervor. — Auf der Oberfläche der Exine findet sich häufig gelb oder anders gefärbtes Oel, oft in deutlichen Tröpfchen, welches den Pollen klebrig, für die Uebertragung durch Insecten von Blüthe zu Blüthe geeignet macht, nur in ziemlich seltenen Fällen ist er ganz trocken und staubig, wie bei Urticaceen und vielen Gräsern, wo er aus den Antheren hinausgeschleudert wird oder einfach hinabfällt.

Wenn die Pollenkörner sich der Reife nähern und die Blüthenknospe sich zum Aufblühen vorbereitet, dann bildet sich auch die Wandung der Antherenfächer weiter aus [1]. Die äussere Zellschicht (Epidermis) bleibt immer glattwandig

1) Vergl. H. v. Mohl, Verm. Schriften, p. 62.

s. Fig. 351 unten , die inneren Schichten (das Endothecium) sind ebenfalls glatt, venn die Anthere nicht aufspringt; bilden sich dagegen Klappen (wie bei Fig. 331 k so sind an diesen allein die inneren Zellschichten mit Verdickungsbändern besetzt fibrös , während da, wo die Antherenfächer längs aufspringen, ihr Endothecium überall fibröse Zellen enthält; meist ist nur eine solche Schicht vorhanden, zuweilen mehrere, bei Agave americana sogar 8—12. — Die nach innen protuberirenden Verdickungsbänder der fibrösen Zellen fehlen meist auf der Aussenwand derselben, an den Seitenwänden sind sie gewöhnlich senkrecht zur Oberfläche des Faches, auf der Innenwand der Zellen verlaufen sie quer und sind hier netzartig oder sternförmig verbunden. — Indem sich beim Austrocknen der reifen Antherenwandung die Epidermiszellen stärker als die mit Verdickungsbändern versehenen des Endotheciums zusammenziehen, üben sie einen Zug, der die Antherenwand nach aussen concav zu machen und sie an der schwächsten Stelle zu zerreissen strebt. Die Art, wie die Pollensäcke sich öffnen, ist sehr verschieden und steht immer mit den übrigen in der Blüthe getroffenen Einrichtungen zum Zweck der Bestäubung durch Insecten oder ohne diese in nächster Beziehung: bald bildet sich nur ein kurzer Riss am Scheitel jeder Antherenhälfte, wie bei Solanum, den Ericaceen (Fig. 332), durch den sich der Pollen beider benachbarter Fächer entleert, oder, und diess ist der häufigste Fall, die Wandung reisst in der Linie zwischen den beiden Fächern (der Sutur) der Länge nach auf, indem zugleich das diese trennende Gewebe mehr oder weniger zerstört wird und somit beide Fächer durch den Längsriss gleichzeitig geöffnet werden (Fig. 351), was zu der sonderbaren Benennung derartiger Antheren als zweifächeriger Veranlassung gab; sie müssen aber, wenn die Nomenclatur einen wissenschaftlichen Sinn haben soll, vierfächerig genannt werden, im Gegensatz zu den wirklich zweifächerigen der Asclepiadeen und den achtfächerigen vieler Mimoseen. Zuweilen öffnet sich die Antherenhälfte auch am Scheitel durch einen Porus, der einfach durch Zerstörung einer kleinen Gewebepartie an dieser Stelle entsteht (Hofmeister). Uebrigens fehlt es an einer ausführlichen und vergleichenden Bearbeitung dieser physiologisch sehr wichtigen und höchst verschiedenen Vorgänge, und hier mag nur noch hervorgehoben werden, dass die Systematik Werth darauf legt, ob sich die Antherenhälften nach innen (gegen das Gynaeceum) oder nach aussen öffnen, was indessen von der Lage der Sutur und somit von der Lage der Pollensäcke auf der Innen- oder Aussenseite des Trägers abhängt.

In mehreren Familien der Mono- und Dicotylen kommen mehr oder minder beträchtliche Abweichungen [1] von dem oben geschilderten Entwickelungsgang des Pollens und seiner endlichen Structur vor. Najas und Zostera weichen nur insofern ab, als die Wandverdickung der Mutterzellen unterbleibt und auch die Pollenzellen selbst sehr dünnwandig sind, die letzteren gewinnen bei Zostera ein sehr fremdartiges Aussehen dadurch, dass sie statt der gewöhnlichen gerundeten Form die langer dünner, parallel neben einander in der Anthere liegender Schläuche annehmen. Beträchtlicher sind die Abweichungen bei der Bildung der zusammengesetzten Pollenkörner; sie kommen dadurch zu Stande, dass entweder

[1] Vergl. bezüglich des Folgenden: Hofmeister's neue Beiträge. II. (Abh. d. K. sächs. Ges. , ferner Reichenbach: de pollinis orchidearum genesi (Leipzig 1852) und Rosanoff, über Pollen der Mimosen in Jahrb. f. wiss. Bot. VI, 441.

nur die vier Tochterzellen (Pollenzellen) einer Mutterzelle mehr oder minder innig vereinigt bleiben, wie die Pollentetraden (Vierlingskörner) mancher Orchideen, von Fourcroya, Typha, Annona, Rhododendron, oder es bleiben die sämmtlichen Nachkommen einer Urmutterzelle ungetrennt und bilden eine Pollenmasse von 8, 12, 16, 32, 64 mit einander verbundenen Pollenzellen, wie bei vielen Mimosen und Acacien[1]; in diesen Fällen ist die Cuticula (Exine) auf der freien Aussenseite der am Umfang der Masse liegenden Theilkörner stärker entwickelt und überzieht das Ganze als continuirliche Haut, von der aus nach innen, zwischen den einzelnen Zellen, nur dünne Leisten derselben sich einziehen. Bei den verschiedenen Abtheilungen der Orchideen kommen alle Abstufungen von den gewöhnlichen vereinzelten Pollenkörnern der Cypripedien durch die Vierlingskörner der Neottien bis zu den Ophrydeen vor, wo die sämmtlichen aus je einer Urmutterzelle entstandenen Pollenzellen vereinigt bleiben und so in einem Antherenfach zahlreiche Pollenmassen (massulae) liegen und endlich bis zu den Pollinarien der Ceriorchideen, wo sämmtliche Pollenkörner eines Antherenfachs in parenchymatischem Verbande bleiben; hier wie bei den Asclepiadeen mit nur zweifächeriger Anthere, wo die Pollenkörner jedes Faches durch eine wachsartige Substanz fest verbunden sind, findet der Natur der Sache nach keine Verstäubung des Pollens, auch kein freiwilliges Ausfallen der Pollenmassen aus den Antheren statt; sondern ganz besondere Einrichtungen der Blüthentheile bewirken es, dass die honigsuchenden Insecten die Pollinarien oder unter sich verklebten Pollenmassen aus den Antherenfächern herausziehen und an der Narbe anderer Blüthen derselben Species wieder abstreifen (vergl. im III. Buch über Sexualität).

6) Der weibliche Geschlechtsapparat [das Gynaeceum[2]] der Angiospermenblüthe besteht aus einem oder mehreren geschlossenen Gehäusen, in denen die Samenknospen sich bilden; der untere, hohle, aufgeschwollene Theil jedes einzelnen Samengehäuses, der die Samenknospen umschliesst, wird Fruchtknoten (germen, ovarium) genannt; der Ort oder die Gewebemasse, aus der Samenknospen im Fruchtknoten unmittelbar entspringen, ist eine Placenta. Oberhalb des Fruchtknotens verengt sich das Samengehäuse in ein oder mehrere dünne stielartige Gebilde, Griffel (stilus), welche die Narben (stigmata) tragen; es sind dies drüsige Anschwellungen oder Ausbreitungen von verschiedener Form, welche den auf sie übertragenen Pollen festhalten und durch die von ihnen abgeschiedene Narbenfeuchtigkeit zum Austreiben der Pollenschläuche veranlassen.

Das Gynaeceum ist immer das Schlussgebilde der Blüthe. Bei hinreichend verlängerter Blüthenaxe nimmt es den höchsten Theil derselben ein, ist jene flach, tellerartig, ausgebreitet, so steht es im Centrum der Blüthe, ist sie ausgehöhlt, becherförmig, so steht das Gynaeceum in der Tiefe der Höhlung, in deren Centrum der Scheitelpunkt der Blüthenaxe liegt; im Diagramm der Blüthe (Fig. 351 *I*, 353 *B*), wo jeder äussere Kreis einen genetisch tieferen, jeder weiter innen liegenden einen morphologisch höheren Querschnitt repräsentirt, erscheint das

---

1) Bei vielen Mimoseen ist die Anthere nach Rosanoff achtfächerig, indem je zwei Paare kleiner Fächer in einer Antherenhälfte entstehen; die Pollenzellen jedes Faches bleiben in einer Masse vereinigt.

2) Man vergl. darüber die in einigen wesentlichen Punkten abweichenden Ansichten Payer's organogénie de la fleur, p. 725.

naeceum daher immer als das innerste, centrale Gebilde der Blüthe, indem die igitudinalen Verschiebungen an der Blüthenaxe bei der Construction des Diaimms beseitigt werden.

Erhebt sich der Axentheil der Blüthe (Blüthenboden, torus, receptaculum) Centrum so weit, dass die Basis des Gynaeceums deutlich oberhalb der Staia oder wenigstens in der Mitte des Androeceums liegt, so wird das Perianthium l Androeceum (oder auch die ganze Blüthe) hypogynisch genannt (Fig. 351);



351. Butomus umbellatus: *A* Blüthe in natürl. Gr. — *B* das Gymnaeceum nach Wegnahme des Perigons und Staubblätter vergr.; *n* die Narben. — *C* Querschnitt durch drei der monomeren Fruchtknoten, jedes Carpell der Innenseite mit zahlreichen Samenknospen besetzt. — *D* eine junge Samenknospe, *E* eine solche unmittelbar der Befruchtung; *ii* die Integumente, *K* Knospenkern, *KS* die Raphe, *em* der Embryosack. — *F* Querschnitt ch den Narbentheil eines Carpells stärker vergr.; an den Narbenhaaren hängen Pollenkörner. — *G* Querschnitt r Anthere; sie ist vierfächerig, die Ablösung der Klappen *β* bei *z* findet aber so statt, dass sie dann zweifächerig heint. — *H* Theil einer Klappe der Anthere (entsprechend *β* in *G*); *y* die Stelle, wo sie sich vom Connectiv elöst hat, *e* die Epidermis, *x* die fibröse Zellschicht (Endothecium). — *I* das Diagramm der ganzen Blüthe: das igon *pp* besteht aus zwei alternirenden dreigliederigen Wirteln, das Androeceum ebenfalls, die Staubblätter des seren Wirtels sind aber verdoppelt (*f*), die des inneren *f'* einfach und dicker. Auch das Gynaeceum besteht aus i dreizähligen Quirlen, einem äusseren *c* und einem inneren *c'*. Es sind also sechs alternirende dreigliedrige Wirtel mit Verdoppelung der Glieder im ersten Staubblattwirtel vorhanden.

l dagegen der Blüthenboden napfartig oder becherförmig ausgehöhlt, trägt er f dem ringförmigen Rande das Perianth und die Staubfäden, während in seiner efe das Gynaeceum entspringt (Fig. 353 *A*), so heist die Blüthe perigynisch; leuchtet ein, dass zwischen den ausgeprägt hypo- und perigynischen Blüthen ttelformen möglich sind, die in der That häufig (zumal bei den Rosifloren) vorimmen. — In diesen beiden Blüthenformen ist das Gynaeceum frei, das Retaculum betheiligt sich nicht an der Bildung der Fruchtknotenwand, obgleich bei manchen perigynischen Blüthen (z. B. Pyrus, Rosa) äusserlich zuweilen so

aussieht. — **Epigynisch** ist endlich die Blüthe, wenn sie einen wirklich unterständigen Fruchtknoten (ovarium inferum) besitzt; der letztere unterscheidet sich aber von dem in das Receptaculum der perigynischen Blüthe eingesenkten dadurch, dass seine Wandung von dem becherförmig oder sogar lang schlauchförmig ausgehöhlten Blüthenboden selbst gebildet wird, während die Fruchtblätter Carpelle, welche bei dem freien oberständigen (Fruchtknoten die ganze Wandung bilden, hier (gleich dem Perianth und dem Androeceum) aus dem Rande des hohlen Receptaculums entspringen und (die Höhlung nur oben verschliessen, um sich dann als Griffel zu erheben und die Narben zu tragen (Fig. 352). Auch

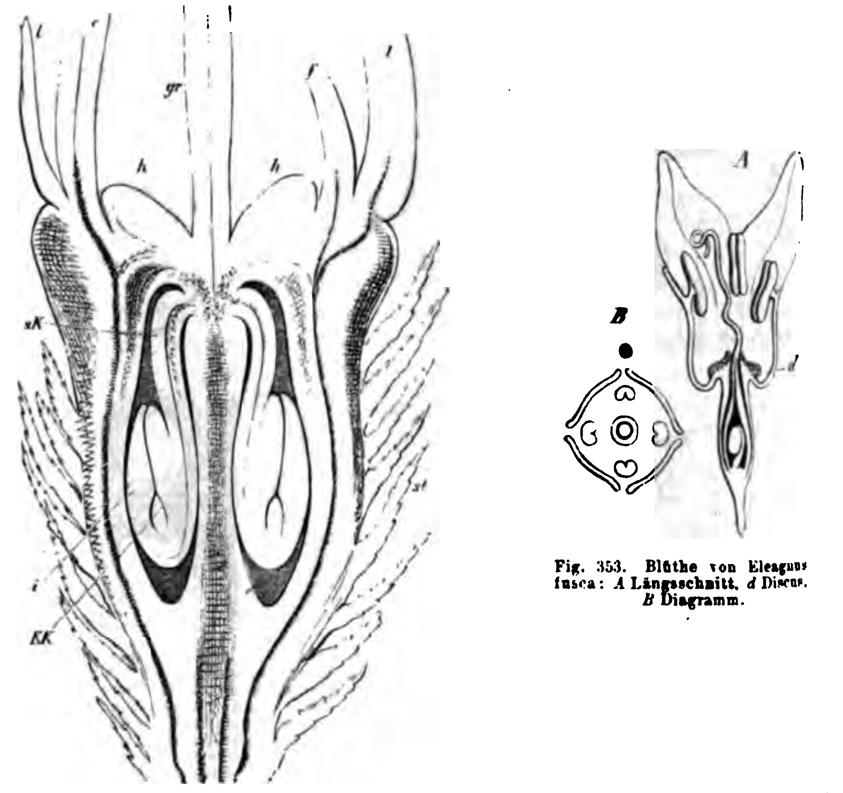


Fig. 353. Blüthe von Eleagnus fusca: *A* Längsschnitt. *d* Discus. *B* Diagramm.

Fig. 352. Längsdurchschnitt des unterständigen Fruchtknotens von Eryngium campestre: *l* Sepala, *c* Corolle, *f* Filament, *gr* Griffel, *h* Discus; *KK* Kern der Samenknospe, *i* Integument.

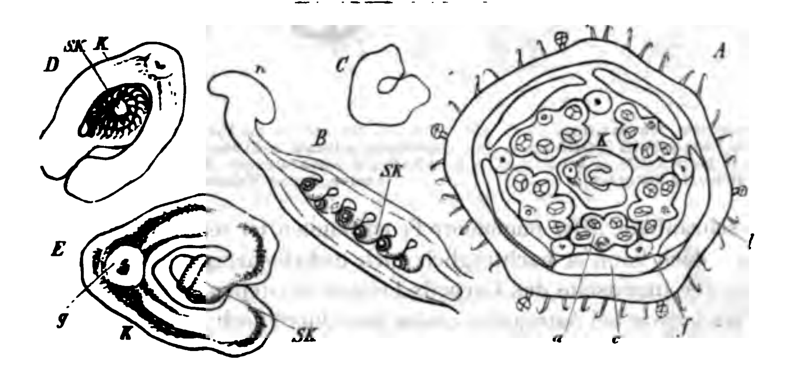
zwischen dem oberständigen Fruchtknoten hypogynischer und dem unterständigen epigynischer Blüthen sind Uebergangsformen nicht selten; der Fruchtknoten kann z. B. in seiner unteren Hälfte vom Receptaculum, in seiner oberen von den verwachsenen Fruchtblättern gebildet sein; derartige Uebergänge finden sich zumal bei den Saxifragen.

Bildet das Gynaeceum einer Blüthe nur einen Fruchtknoten, so entsteht auch nur eine Frucht, und die Blüthe kann dann als einfrüchtig, monocarpisch (Fig. 352, 353) bezeichnet werden im Gegensatz zu den polycarpischen Blüthen, deren

naeceum mehrere isolirte Fruchtknoten und aus diesen ebenso viele oder we-
;er Früchte bildet (Fig. 351).

Das Verständniss der verschiedenen Formen des Gynaeceums wird erleichtert,
nn wir die Hauptformen gesondert betrachten; ich unterscheide für den vor-
;enden Zweck:

I. Das oberständige Gynaeceum (Blüthe hypo- oder perigynisch).
  A) die Samenknospen entspringen aus den Carpellen selbst.
    a) monomere Fruchtknoten
      α) nur einer in einer Blüthe
      β) zwei oder mehr in einer Blüthe.
    b) ein polymerer Fruchtknoten in der Blüthe.
      γ) dieser ist einfächerig oder
      δ) mehrfächerig.
  B) Die Samenknospen entspringen aus der Blüthenaxe im Inneren des Fruchtknotens.
      ε) Samenknospe terminal (nur eine)
      ζ) Samenknospe seitlich an der Axe (eine oder mehr).
II. Das unterständige Gynaeceum (Blüthe epigynisch):
  C) mit wandständigen Samenknospen
      η) einfächerig,
      ϑ) mehrfächerig.
  D) mit axenständigen Samenknospen:
      ι) eine Samenknospe terminal am Axenende,
      κ) seitliche Samenknospe (eine oder mehr).



. 351. Phaseolus vulgaris: *A* Querschnitt der Blüthenknospe (*l* Kelchröhre, *c* Corolle, *f* Filamente der äusseren, ntheren des inneren Staubblattkreises, *k* Carpell. — *B* Längsschnitt des Carpells, mit den Samenknospen *sk* und r Narbe *n*. — *C*, *D*, *E* Querschnitte verschieden alter Carpelle, *sk* deren randständige Samenknospen, *g* Mittelnerv des Carpells.

Das oberständige Gynaeceum wird wesentlich von einer eigenthüm-
hen Blattformation, den Fruchtblättern oder Carpellen gebildet, welche meist
ch die Samenknospen erzeugen; diese entspringen gewöhnlich aus den Rändern
r Fruchtblätter, wie bei Fig. 354, nicht selten aber auch auf der ganzen Innen-
:he, wie bei Fig. 327 *F* und Fig. 351 *C*. Der Fruchtknoten ist monomer,
nn er nur von einem Carpell gebildet wird, dessen Ränder, unter concaver

Einkrümmung der Ober- oder Innenseite, sich dicht zusammenlegen und verwachsen, so dass der Mittelnerv am Rücken hinläuft, während ihm gegenüber die Samenknospen, wenn sie randständig sind, eine Doppelreihe bilden; doch können die eingeschlagenen Ränder des Fruchtblatts, zu dickeren Placenten anschwellend (wie in Fig. 355), auch zahlreichere Reihen von Samenknospen erzeugen, und andrerseits beschränkt sich die Zahl derselben nicht selten nur auf zwei (Amygdalus) oder es kommt gar nur eine zur Entwickelung (Ranunculus). In monocarpen Blüthen findet sich nun bloss ein solches Fruchtblatt, wie bei Fig. 353 und 354, in polycarpen können deren zwei, drei oder mehr, selbst sehr viel auftreten; ist ihre Zahl zwei, drei oder fünf, se stehen sie gewöhnlich in einem Quirl, sind ihrer vier, sechs oder zehn vorhanden, so ordnen sie sich gewöhnlich in zwei alternirende Kreise (vergl. Fig. 323 und Fig. 351 *B*, *I*); wenn die Zahl der monomeren Fruchtknoten in einer Blüthe beträchtlich wird, wie bei den Ranunculaceen, Magnolien u. a., so verlängert sich gewöhnlich auch der sie tragende Axentheil (sehr bedeutend z. B. bei Myosurus), und ihre Anordnung



Fig. 355. Gynaeceum von Saxifraga cordifolia: *A* im Längsschnitt (*g* Griffel, *n* Narbe), *B* Querschnitte in verschiedenen Höhen (*p* Placenten).

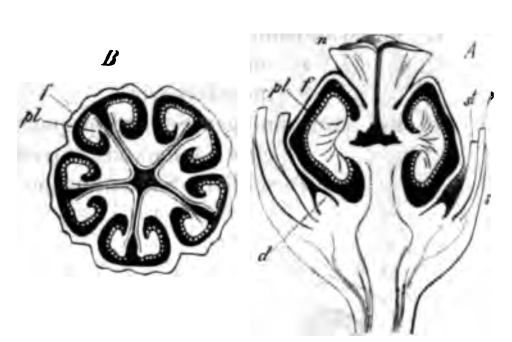
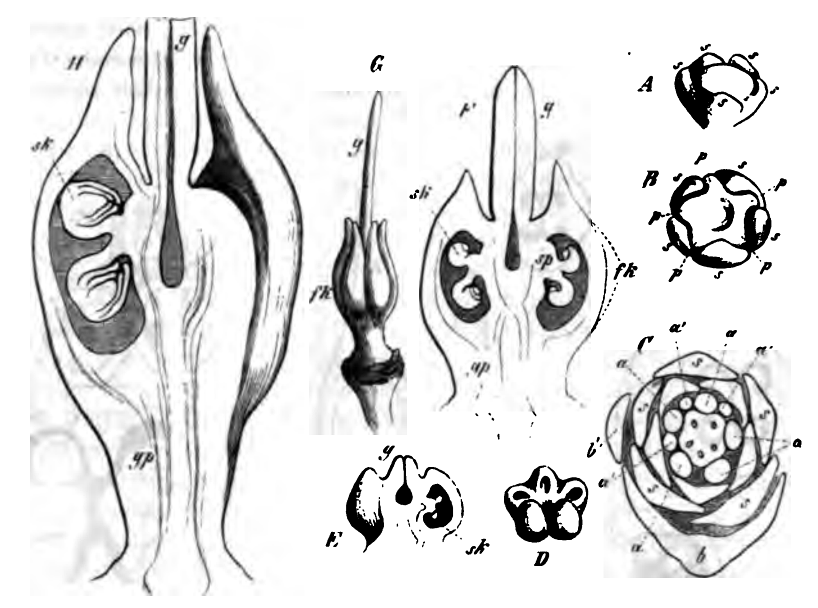


Fig. 356. Gynaeceum von Pyrola umbellata: *A* im Längsschnitt (*s* Sepala, *p* Petala, *st* Filamente der Stamina, *f* Fruchtknoten, *n* Narbe, *d* Nectardrüsen); *B* Querschnitt durch den Fruchtknoten, dessen Wandung *f* ist; *pl* die Placenten.

wird eine schraubige.' Der monomere Fruchtknoten ist seiner Anlage nach immer einfächerig, doch kann er nachträglich auch mehrfächerig werden, indem durch Wucherung der Innenseite des Carpells Leisten entstehen, welche den Hohlraum der Länge nach (wie bei Astragalus), oder der Quere nach (wie bei Cassia fistula), in Fächer theilen. Dergleichen Fruchtknoten können als monomere mit falschen Fächern (loculis spuriis) unterschieden, sie dürfen aber nicht als polymere bezeichnet werden.

Entsteht ein polymerer Fruchtknoten, so vereinigen sich zu seiner Bildung immer sämmtliche Carpelle der Blüthe, die in diesem Falle meist zu zwei, drei, vier, fünf in einem Kreis angelegt werden, in dessen Mitte die Blüthenaxe endigt. Bleiben die einzelnen Carpelle offen und verwachsen sie so, dass der rechte Rand des einen mit dem linken des anderen verschmilzt (klappige Verwachsung), so entsteht ein polymerer, einfächeriger Fruchtknoten; dieser besitzt wandständige Placenten, wenn die verwachsenen Ränder nur wenig nach innen vorspringen, wie bei Reseda, Viola u. a. Springen die verwachsenen Carpellränder weiter

h innen vor, so wird der Hohlraum des Fruchtknotens mehrkammerig, die nmern sind aber in der Mitte gegen einander geöffnet, wie bei Papaver, wo die rollständigen Theilungswände beiderseits mit zahlreichen flächenständigen nenknospen bedeckt sind. — Ein polymerer zwei- oder mehrfächeriger Frucht-ten entsteht dadurch, dass die Carpelle ihre Seitenränder so weit nach innen schieben, dass sie sich in der Axe des Fruchtknotens oder im Umkreis der-en berühren oder verwachsen, wobei nicht selten die verlängerte Blüthenaxe Centrum mitwirkt. Die Art der Verwachsung der Carpelle im vielfächerigen chtknoten kann übrigens eine sehr verschiedene sein, je nachdem diese ihrer



357. Dictamnus Fraxinella: *A* junge Blüthenknospe nach Anlage der Sepala *s*; *B* ältere nach Anlage der a *p*; C noch ältere Knospe, die fünf Staubblätter *a* sind angelegt, zwischen ihnen treten noch fünf neue *a'* auf, lenen erst drei sichtbar sind (*b* das Deckblatt, *b'* ein Vorblatt). — *D* bis *H* Entwickelung des Fruchtknotens *fk*; *sk* Samenknospen, *gp* Gynophorum, *g* Griffel.

zen Länge nach ihre eingeschlagenen Ränder ver-melzen, oder nur unten, während die oberen Par-n sich eher wie ein Kreis von monomeren Frucht-ten verhalten (Fig. 355, 356, 357, 358). — Indem eingeschlagenen Carpellränder im Centrum des chtknotens sich als Placenten ausbilden, erscheinen h die Samenknospen in den centralen Winkeln der her, wie bei Fig. 357; die bis zum Centrum ein-chlagenen Carpellränder spalten sich aber häufig der in zwei zurückgekrümmte Lamellen, die nun mitten in den Fachräumen zu Placenten ansch-len, wie Fig. 356 zeigt; es leuchtet ein, dass die bei-Placenten innerhalb eines Faches den Rändern desselben Carpells entsprechen, ches die Aussenwand des Faches darstellt.



Fig. 358. Reife Frucht von Dictamnus Fraxinella, das vordere Carpell ist weggenommen, zwei seitliche geöffnet (nat. Gr.).

Wie im monomeren, können auch im polymeren Fruchtknoten falsc Scheidewände entstehen; ist der polymere Fruchtknoten zweifächerig, so kan er auf diese Weise vierfächerig werden, ist er fünffächerig, so kann er zeh fächerig werden. Der erstgenannte Fall ist bei den Labiaten und Borragine allgemein: Fig. 359 zeigt, dass der Fruchtknoten aus zwei Carpellen verwäch deren Ränder nach innen vordringend (*I* bis *IV*), eine rechte und eine linke Pl centa (*pl*) bilden, an der, jedem Carpellrand entsprechend, je eine hintere u eine vordere Samenknospe entsteht; zwischen die beiden Samenknospen ein Faches aber drängt sich eine Wucherung aus der Mediane des Carpells hin (x in *IV* und *VI*), welche das Fach in zwei einsamige »Clausen« theilt. Inde später die äussere Wandpartie jeder der vier Clausen sich stark nach aussen u oben wölbt (*B*), wird die Trennung des aus zwei Carpellen bestehenden Fruch knoten in vier einzelnen Partien noch auffallender, und schliesslich trennen si



Fig. 359. Entwickelung des Fruchtknotens von Phlomis pungens (einer Labiate). Alter nach der Reihenfolg *I* bis *VII*; *V* ist Längsschnitt, die anderen sind Querschnitte. — *A* ist ein befruchtungsfähiges Gynaeceu aussen gesehen, *B* ein solches im Längsschnitt. — Die Linien *o* und *u* bei *B* entsprechen den Querschnitte und *VI*. — Es bedeutet *pl* die Placenta, x die falschen Scheidewände, *f* Fächer des Fruchtknotens, *sk* Samenkn *c* die Wand des Carpells; *t* der Discus; *n* die Narbe.

diese sogar als einsamige Theilfrüchte, was bei den Borragineen noch stärker her vortritt. — Nur unvollständig ist dagegen die Theilung der fünf Fächer im Frucht knoten von Linum durch falsche Scheidewände in je zwei falsche Fächer, da di von den Medianen der Carpelle vordringenden Leisten das Centrum des Frucht knotens nicht erreichen.

Bevor ich zur Betrachtung der Ovarien mit axiler Placenta übergehe, ist zu erwähnen, dass es auch Fälle giebt, wo sich nach dem gegenwärtigen Stand un serer Kenntniss noch nicht mit Sicherheit unterscheiden lässt, ob die Samen knospen aus dem Axengebilde oder aus den damit verschmolzenen Carpellrände entstehen, und diese zweifelhaften Fälle sind vielleicht häufiger als man glaub Bei den Caryophylleen erhebt sich, nach den Beobachtungen Payer's an Cerastiu und Malachium das umfangsreiche Ende der Blüthenaxe beträchtlich, noch bev die Carpelle angelegt werden; sie erscheinen dann in einem Quirl, mit ihre

ndern verschmolzen und mittels dieser an der emporragenden Axe angewach-
ı: jedes bildet so zu sagen eine neben der Axe hängende Tasche; indem der
enkörper sich erhebt, bilden die Carpellränder an ihm longitudinal aufsteigende,
liale Scheidewände zwischen den zu Fächern sich erweiternden Taschen; die
pelle überwachsen aber schliesslich den Axenscheitel, die Scheidewände er-
en sich über diesen bei Cerastium u. a. als freie, in der Mitte nicht zusammen-
ffende Lamellen; so dass der Fruchtknoten unten fünffächerig ist, oben aber
fächerig bleibt. Auf der axilen Seite jedes Faches, die anscheinend von dem
enkörper selbst gebildet wird, entstehen die Samenknospen in je zwei parallelen
ihen. In der Familie der Caryophylleen finden sich nun Gattungen, wo es
hrscheinlicher wird, dass die Placenta axil ist, und andere, wo sie eher den
rpellen anzugehören scheint.

Unter den oberständigen Fruchtknoten mit axiler Placenta
d zunächst die der Piperaceen, die von Typha und Najas hervorzuheben[1]), wo
sehr einfache weibliche Blüthe (abgesehen von dem durch Haare vertretenen
igon von Typha) eben nur aus einem zum Fruchtknoten mit centraler Samen-
ospe umgebildeten kleinen Seitenspross besteht. Die Axe dieses Sprösschens
rd am Scheitel selbst zum terminalen Kern der Samenknospe, die von einem
ter ihr hervortretenden Ringwall umwachsen und endlich überwölbt wird;
se Hülle schliesst sich oben und bildet so die Fruchtknotenwandung; bei Typha
ebt sich über dem Fruchtknoten nur ein Griffel mit einer Narbe, man könnte
en daher als aus einem einzigen Carpell gebildet betrachten, welches sich in
rm eines Ringwalles zuerst aus der Blüthenaxe erhebt; bei den Piperaceen aber
die auf dem Scheitel des Fruchtknotens sitzende Narbe nicht selten mehrlappig
er schief gestellt, was ebenso wie die zwei bis vier Griffel auf dem Ovarium
n Najas[2]) darauf hindeutet, dass dasselbe nicht von einem, sondern einigen
rpellen gebildet wird, die anfangs, gleich den Blattscheiden der Schachtelhalme,
einheitlicher Ringwulst vortreten, um sich erst später am oberen Rande in
fel aufzulösen; diese Annahme erscheint um so zulässiger, als auch bei an-
ren Angiospermen, wo man nach verwandten Formen berechtigt ist, eine Mehr-
l verwachsener Carpelle anzunehmen, diese doch sogleich als ein ungetheilter
ngwall auftreten, der sich zum Fruchtknoten und über diesem zum Griffel und
r Narbe ausbildet, wie bei den Primulaceen (Fig. 361). Bei den Polygoneen
gegen, wo der Fruchtknoten später ebenfalls einen die centrale Samenknospe
ngebenden Sack darstellt (Fig. 360), ist die Verwachsung desselben aus zwei
drei Carpellen nicht nur an der entsprechenden Zahl der Griffel und Narben
tennbar, sondern die einzelnen Carpelle erscheinen an der Blüthenaxe anfangs
sondert und verschmelzen erst im weiteren Wachsthum zu einem Ganzen, in-
m sich ihre Insertionszone als Ringwall erhebt. Da in all diesen Fällen die
uchtknotenwand keine Placenten bildet, aus deren Zahl und Lage man sonst die
hl und Lage der Carpelle leichter erkennt, so ist man hier auf directe Beobach-
ng der ersten Entwickelungszustände und auf die Zahlenverhältnisse der Griffel

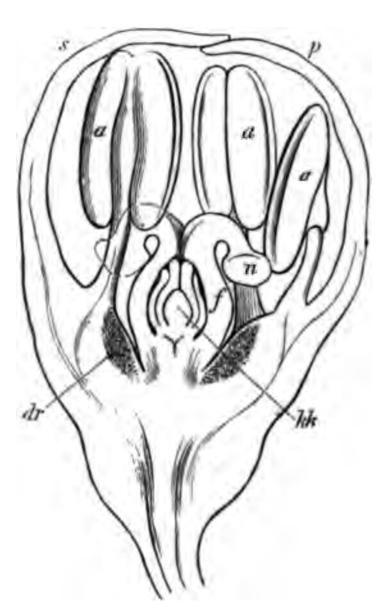
---

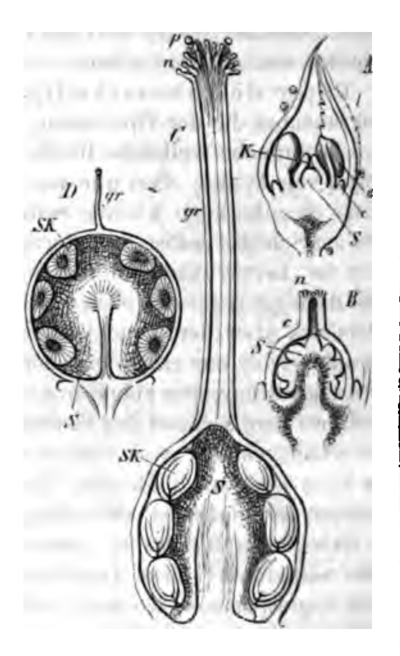
1) Magnus: Zur Morphologie der Gattung Najas (Bot. Zeitg. 1869, p. 772). — Rohrbach
r Typha (in Sitzungsber. d. Ges. naturforsch. Freunde. Berlin, 16. Novbr. 1869). — Han-
n und Schmitz: Ueber Entwickelung der Piperaceenblüthen (Bot. Zeitg. 1870, p. 38).

2) Mir ist nicht ersichtlich, warum Magnus die Umhüllung der Samenknospe als Perigon
eutet wissen will.

und Narben angewiesen: übrigens handelt es sich hier um morphologische Verhältnisse, die trotz der vielen Arbeiten über Blüthenentwickelung noch keineswegs hinreichend klargestellt sind.

Ausser der Zahl der zum Fruchtknoten verwachsenen Carpelle ist in dieser Abtheilung noch die Frage von Interesse, ob in einem gegebenen Falle die Samenknospe als Terminalgebilde der Blüthenaxe oder seitlich an dieser auftritt. Dass da, wo nur eine an der Basis des Fruchtknotens entspringende Samenknospe vorhanden ist, diese ein Schlussgebilde der Blüthenaxe sein könne, leuchtet sofort ein für die Piperaceen, Najas, Typha, Polygoneen u. a. ist auch in der That durch





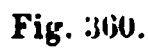

Fig. 360.

Fig. 361.

Fig. 360. Rheum undulatum, Längsschnitt der Blüthe: *s* Blatt des äusseren Hüllkreises, *p* ein solches des inneren; *a a* die Antheren (von den neun vorhandenen nur drei zu sehen); *f* der Fruchtknoten, *n* die Narben. *kk* Kern der Samenknospe. — *dr* Drüsengewebe am Fusse der Filamente, die Nectarien darstellend.

Fig. 361. Anagallis arvensis: *A* junge Blüthenknospe im Längsschnitt, *l* Kelchblätter, *c* Corolle, *a* Antheren, *k* Carpell, *S* der Scheitel der Blüthenaxe. — *B* das weiter entwickelte Gynaeceum nach Anlegung der Narbe *n* und der Samenknospen am axilen Träger *S*. — *C* das zur Befruchtung reife Gynaeceum; *p* Pollenkörner auf der Narbe *n*, *gr* Griffel, *S* der axile Träger der Samenknospen *SK*. — *D* unreife Frucht; der Samenträger *S* ist pulpös geworden und so angeschwollen, dass er die Räume zwischen den Samen *SK* ausfüllt.

die Untersuchungen von Hanstein und Schmitz, Magnus, Rohrbach, Payer der Beweis erbracht, dass nicht nur die Samenknospe als Ganzes, sondern der Knospenkern selbst als ein terminales Gebilde zu betrachten ist. Uebrigens darf aber daraus noch nicht gefolgert werden, dass jede aus der Basis der Fruchtknotenhöhle entspringende Samenknospe auch nothwendig die Spitze der Blüthenaxe repräsentire; denn es ist denkbar, dass diese selbst zwar nicht weiter hervortritt, aber doch neben ihrem Scheitel eine Samenknospe producire, ein Fall, dem wir unten in dem unterständigen Fruchtknoten der Compositen begegnen werden. — Nicht zahlreich sind die Fälle, wo die Blüthenaxe sich innerhalb der

räumigen Ovariumhöhle frei erhebt und mehrere, seitlich aus ihr hervortretende menknospen producirt, wie es bei den Primulaceen (Fig. 361) und den Amanthaceen (Celosia nach Payer) geschieht.

Der unterständige Fruchtknoten epigynischer Blüthen entsteht ırch Verlangsamung oder völliges Erlöschen des Scheitelwachsthums der jungen üthenaxe, deren peripherisches Gewebe sich als Ringwall erhebt und auf ihrem ien Rande die Blüthenhüllen, die Stamina und die Carpelle erzeugt (Fig. 362, 3); das so entstehende, oben zunächst noch offene Hohlgebilde wird von den er der Höhlung sich zusammenneigenden Carpellen überdacht und verhlossen; der Scheitelpunkt der Blüthenaxe liegt in der Tiefe der becherförmigen er schlauchartig verlängerten Höhlung. Trotz dieser auffallenden Verschiebung r Axentheile gleicht der Bau des unterindigen Fruchtknotens dem des freien, ıymeren fast in allen Verhältnissen: er nn wie dieser einfächerig oder mehrherig sein; ist er einfächerig, so kann Placentation basilär oder seitlich aufiten. Bei basilärer Placentation erscheint Samenknospe zuweilen geradezu als hlussgebilde des Axenscheitels, so z. B. aufrechte Samenknospe der Juglanen; bei den Compositen dagegen ist die ızige anatrope Samenknospe nicht ternal, sondern seitlich gestellt, der Scheider Blüthenaxe ist oft deutlich als iner Hügel neben dem Funiculus ernnbar und wächst in abnormen Fällen blättertragender Spross weiter[1]. — i Samolus erhebt sich der Axenscheitel ıerhalb des einfächerigen unterständigen uchtknotens ähnlich wie im oberstänten der anderen Primulaceen (Fig. 361) d bildet zahlreiche seitliche Samenospen. — Sind die Placenten des ıfächerigen unterständigen Ovariums ındständig, so laufen sie als zwei, drei, r, fünf oder mehr Wülste longitunal von oben nach unten oder von unten nach oben und tragen Doppelreihen er mehrfache Reihen von Samenknospen (Orchideen, Opuntia); diese mehr oder inder nach innen vorspringenden Placenten können als die an der Innenseite r Fruchtknotenwand hinablaufenden Verlängerungen der Carpellränder betrachtet rden. Dasselbe gilt von den longitudinalen Scheidewänden des mehrfächerigen terständigen Fruchtknotens, an denen die oben bereits für den oberständigen

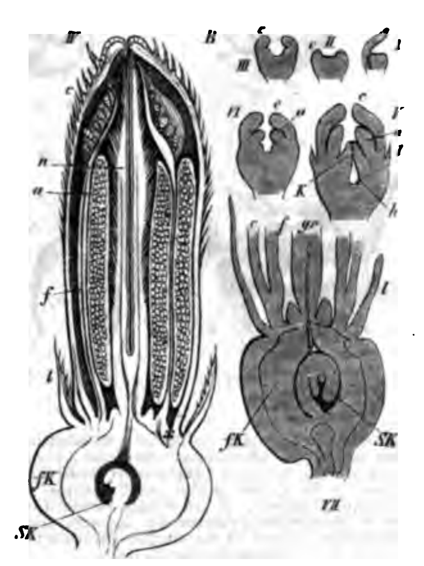


Fig. 362. Entwickelung der Blüthe von Helianthus annuus: Altersfolge in der Reihenfolge *I* bis *VII* (*IV* und *VI* sind in der Fig. verwechselt). — *c* Corolle, *l* Kelch, *f* Filamente der Staubblätter, *a* deren Anthere; *x* das Basalstück, welches sich später zum unteren Theil der Blumenröhre, der die epipetalen Stamina trägt, entwickelt; *fk* der unterständige Fruchtknoten; *sk* die Samenknospe; *k* Carpelle, *gr* Griffel.

1) Cramer: Bildungsabweichungen und morph. Bedeutung des Pfl.-Eies Zürich 1864; Köhne: Die Blüthenentwickelung der Compositen Berlin 1869. — Buchenau, Bot. Zeitg. 2. Nr. 18 ff.

geschilderten Verschiedenheiten auftreteten, indem sie entweder in der Mitte zusammentreffend ihre Placenten in den axilen Winkeln der Fächer entwickeln (Fig. 328), oder sich in zwei Lamellen spaltend zurückbiegen und die Samenknospen in der Mitte der Fachräume bilden (Cucurbitaceen). Gewöhnlich betheiligen sich an der Bildung des oberen Theils des unterständigen Fruchtknotens zwei, drei oder mehr Carpelle, deren verlängerte Ränder, wie schon erwähnt, abwärts laufend die wandständigen Placenten oder die Scheidewände der vielfächerigen bilden; in solchen Fällen muss der unterständige Fruchtknoten gleich dem entsprechend gebauten oberständigen als polymer bezeichnet werden, da sich diese Bezeichnung nur auf die Anzahl der Carpelle bezieht; Beispiele eines **monomeren** unterständigen Fruchtknotens scheinen dagegen sehr selten zu sein; Hippuris vulgaris (Fig. 330) bietet einen solchen Fall dar, es ist nur ein Carpell und in diesem nur eine anatrope hängende Samenknospe vorhanden.

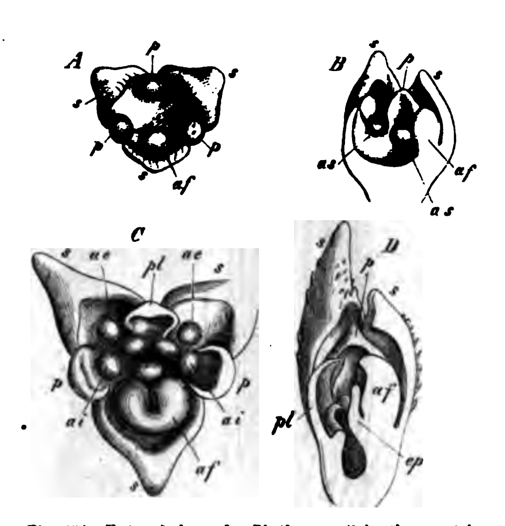


Fig. 363. Entwickelung der Blüthe von Calanthe veratrifolia nach Payer, Altersfolge in der Reihe *A* bis *D*; *A* und *C* von oben, *B* und *D* im Längsschnitt gesehen. — *s* die Sepala, *p* die Petala (*pl* das zur Unterlippe sich entwickelnde Petalum); *af* die einzige fertile Anthere, *ae* und *ai* abortirende Antheren des äusseren und inneren Kreises (bei *B* sind *as* die sterilen Staubblätter); in *D* eines der drei Carpelle.

Der Griffel (stylus) wird von dem oberhalb des Fruchtknotens verlängerten Carpell gebildet; bei monomeren Fruchtknoten ist daher nur ein Griffel (der aber verzweigt sein kann) vorhanden (Fig. 351, 353); ist der Fruchtknoten polymer, so besteht der Griffel aus so vielen Theilen, als Fruchtblätter vorhanden sind; diese Theile können unmittelbar über dem Fruchtknoten schon frei sein (Fig. 355) oder sind oberhalb desselben noch auf eine Strecke verwachsen und trennen sich erst weiter oben, oder endlich sind sie ihrer ganzen Länge nach verwachsen (Fig. 357 *G*, Fig. 359). Obgleich der Stylus aus dem Scheitel des jungen Carpells entsteht, kann er doch später an der (axilen) Seite des monomeren Fruchtknotens stehen, indem das Carpell durch stärkeres Wachsthum seines Fruchtknotentheils an dessen Rückenseite sich betrachtlich ausbaucht (Fragaria, Alchemilla); geschieht dasselbe an den einzelnen Carpellen eines polymeren Fruchtknotens, so erscheint dieser selbst in der Mitte vertieft, und aus der Vertiefung steigt der Stylus empor (Fig. 356, 357); bei den Labiaten und Borragineen ist dies Verhältniss besonders gesteigert, indem hier die vier erwähnten Clausen des zweitheiligen Fruchtknoten sich sehr stark nach oben ausbauchen (Fig. 359 *A*, *B*), so dass der Griffel schliesslich zwischen vier anscheinend kaum zusammenhängenden Fruchtknotentheilen zu entspringen scheint (stylus gynobasicus).

Der Griffel kann hohl, d. h. von einem Längscanal einer engen Verlängerung uchtknotenraumes durchzogen sein, wie bei Butomus (Fig. 351 *B*, *F*), wo er

en sogar offen an der behaarten Narbenfläche ausmündet; ebenso bei Viola, g. 364), wo der Canal weit ist und oben in die hohlkugelige, offene Narbenhöh- ıg mündet; auch bei Agave und Fourcroya ist der Griffel seiner ganzen Länge ch hohl und an der Narbe offen, nach unten theilt sich der einfache Canal in ei Röhren, welche in die Fächer des Fruchtknotens auslaufen, eine Erschei- ıng, die auch bei anderen Liliaceen vorkommt[1]; in anderen Fällen ist er an- ngs hohl, wie bei Anagallis (Fig. 361 *B*), um später durch Wucherung des Ge- ebes ausgefüllt zu werden. Gewöhnlich ist im Griffel des befruchtungsfähigen ynaeceums kein Canal aufzufinden, oder wenigstens nicht im oberen Theil des- lben; dafür ist er dann von einer gelockerten Gewebemasse, dem leitenden ewebe, durchzogen, in welchem nach der Bestäubung die Pollenschläuche nabwachsen, bis sie in die Höhlung des Fruchtknotens gelangen. — Die äussere rm des Griffels ist meist die langcylindrische, faden- ler säulenförmige, zuweilen prismatisch, auch ıch bandartig; bei den Irideen erlangt er meist eine trächtliche Grösse, sehr lang, oben dreitheilig und ı jedem Theil tief becherartig ausgehöhlt bei Crocus, ei freie blumenblattartige, breite, gefärbte Griffel ichnen die Gattung Iris aus. Zuweilen verzweigt ch jeder zu einem Carpell gehörende Griffeltheil, so B. bei den Euphorbiaceen, wo den drei Carpellen ein eitheiliger, oben aber in sechs Zweige gespaltener riffel entspricht. Nicht selten bleibt der Griffel sehr ırz, er erscheint dann als blosse Einschnürung vischen Fruchtknoten und Narbenkörper, wie bei itis u. a.

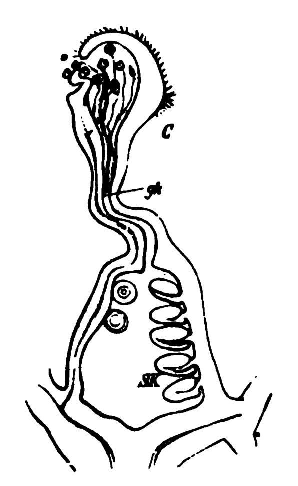


Fig. 364. Längsschnitt durch das Gynaeceum von Viola tricolor: *SK* Samenknospen, *gk* Griffelcanal, *o* Oeffnung desselben; in der Höhlung des Narbenkopfes, die mit Narbenfeuchtigkeit erfüllt ist, finden sich Pollenkörner, die ihre Schläuche austreiben.

Die Narbe (stigma) im engeren Sinne ist der ır Aufnahme des Pollens bestimmte Theil des Griffels; e ist zur Zeit der Bestäubung mit einer klebrigen usscheidung und gewöhnlich mit zarten Haaren oder urzen Papillen bedeckt, ein drüsiges Gebilde, wel- es sich bald nur als ein besonders ausgebildetes lächenstück des Stylus, bald als ein besonderes Organ n diesem von sehr variabler Form darstellt, die ihrer- its immer im nächsten Zusammenhang mit der Art er Pollenübertragung durch Insecten oder sonstwie zusammenhängt und nur nter Berücksichtigung dieser Verhältnisse verstanden und gewürdigt werden ann; einige besonders interessante Fälle werden wir im III. Buch noch betrach- en, hier sei nur erwähnt, dass die Narbenfläche den Ausgang des offenen Griffel- anals darstellt, wenn ein solcher vorhanden ist; ist der letztere geschlossen oder hlt er ganz, so erscheint die Narbe als oberflächliche Drüsenbildung am Scheitel der unter dem Scheitel des Griffels oder seiner Theile; sind diese lang und ünn, mit langen Haaren bedeckt, so erscheinen die Narben pinselförmig, oder derbuschartig wie bei den Gräsern; bei den Solaneen und Cruciferen überzieht ie feuchte Narbenfläche eine knopfartige eingekerbte Verdickung am Ende des

1) Zuccarini: Nova Acta Ac. Leopold. XVI, pars II, p. 665.

Griffels, bei Papaver bildet sie einen mehrstrahligen Stern auf dem lappig getheilten Griffel. Zuweilen schwillt der narbentragende Theil des letzteren massig an, wie bei den Asclepiadeen, wo die beiden monomeren und sonst getrennten Fruchtknoten mit diesen »Narbenköpfen« verwachsen; die eigentliche Narbenfläche, in welche die Pollenschläuche eindringen, liegt hier auf der Unterseite des Narbenkörpers sehr verborgen [1]).

7) Nectarien. Ueberall, wo die Bestäubung durch Insecten vermittelt wird, finden sich in den Blüthen drüsige Secretionsorgane, welche riechende und schmeckende (meist süsse) Säfte ausscheiden oder doch innerhalb ihres zarten Zellgewebes enthalten, aus welchem sie leicht ausgesogen werden können. Diese Säfte werden unter dem Namen Nectar, die sie erzeugenden Organe als Nectarien zusammengefasst. Vertheilung, Form und morphologische Bedeutung der Nectarien sind sehr verschieden und stehen jederzeit in unmittelbarer Beziehung zu den specifischen Einrichtungen der Blüthe zum Zweck der Bestäubung durch Insecten. Nicht selten sind die Nectarien weiter Nichts als drüsig ausgebildete Gewebestellen an den Blättern oder Axentheilen der Blüthe, häufig springen sie als Wülste zarteren Gewebes hervor, oder sie nehmen die Form von sitzenden oder gestielten

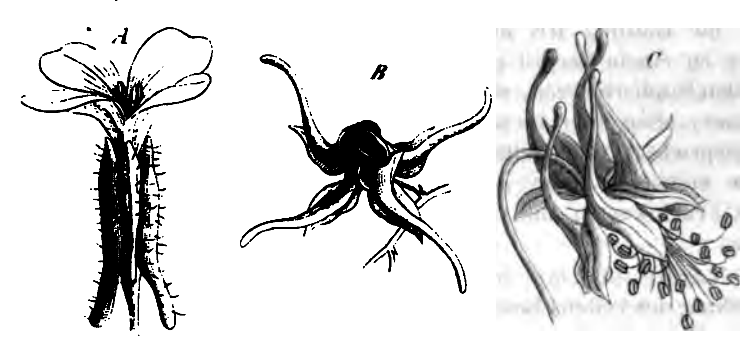


Fig. 365. Blüthen mit Spornbildungen an den Kelchblättern (A) und den Corollenblättern (B, C); A Biscutella hispida, B Epimedium grandiflorum, C Aquilegia canadensis.

Protuberanzen an, oder ganze Blattgebilde des Perianthiums, des Androeceums oder selbst des Gynaeceums verwandeln sich in eigenthümliche Gebilde zur Ausscheidung und Aufsammlung des Nectars. Da eine allgemein morphologische Behandlung dieser Organe ganz unthunlich ist, so mögen einige Beispiele den Anfänger darauf hinweisen, wo er in verschiedenen Blüthen die Nectarien zu suchen hat: auf der Innenseite der Hüllblätter über der Basis finden sich die Nectarien bei Fritillaria imperialis als seichte Gruben, aus denen grosse klare Nectartropfen hervortreten, als drüsiger Ringwulst in dem gamophyllen Perigon von Eleagnus fusca (Fig. 353 *d*), an der Basis der Staubfäden als drüsige schwache Protuberanzen bei Rheum (Fig. 360 *dr*), an der Basis des oberständigen Fruchtknotens aussen als ringförmige Schwiele bei Nicotiana, als fleischiges Polster auf der Aussenseite der über dem unterständigen Fruchtknoten zusammengewölbten Carpellbasen bei den Umbelliferen (Fig. 352 *h*, *h*), ähnlich an der Basis des Griffels

2) Ueber die Lage der Narbenlappen zu den Placenten bei verschiedenen Pflanzen vergl. wn, Botan. Zeitg. 1843. p. 193.

›i den Compositen (Fig. 362); als Wucherung der Blüthenaxe (des Torus) er-
heint das Nectarium in Form eines Ringwalls unter dem Fruchtknoten bei Citrus.
›baea scandens, den Labiaten, Ericacaceen (Fig. 356 *d*, 359 *A*, *x*) u. a., in
›rm von vier oder sechs rundlichen oder keuligen Auswüchsen oder Warzen bei
›n Cruciferen, Fagopyrum zwischen den Filamenten u. s. w.; ein abortirtes
aubblatt wird zu einem Nectarium bei den Gesneraceen, das ganze Androeceum
er weiblichen, das Gynaeceum der männlichen Blüthe ist ersetzt durch ein
ectarium bei Cucumis Melo u. a. — Im Allgemeinen finden sich die Nectarien
ef unten zwischen den anderen Blüthentheilen, und wenn sie Saft ausscheiden,
› sammelt er sich im Grund der Blüthe an (Nicotiana, Labiaten); nicht selten sind
ber für diesen Zweck besondere hohle Behälter ausgebildet, so vor Allem häufig
ie Aussackungen von Perigonblättern (Fig. 365), die sogen. Sporne; bei Viola
ildet nur ein Blumenblatt einen hohlen Sporn, in welchen die beiden Aus-
üchse zweier Staubblätter hinabragen, die den Nectar abscheiden. Die becher-
rmigen gestielten Petala von Helleborus, die ungefähr schuhförmigen von Ni-
ella scheiden am Grunde ihres Hohlraumes Nectar ab, der sich in diesem an-
ammelt u. s. w.

8 Die Samenknospe der Angiospermen besteht gewöhnlich aus einem
›utlich entwickelten, zuweilen selbst sehr langen Stiel oder Funiculus (Opuntia.
umbagineen), der aber auch zuweilen ganz fehlt (Gramineen), und einem oder
vei Integumenten, welche den Knospenkern umgeben; ein Integument haben die
eisten gamopetalen Dicotyledonen u. a.; zwei fast sämmtliche Monocotyledonen:
cht selten entsteht später noch eine dritte Hülle, der Samenmantel (arillus z. B.
›i Myristica, Evonymus, Asphodelus luteus, Aloë subtuberculata). — Gerade
ler atrop ist die Samenknospe oft dann, wenn sie als Schlussgebilde der Blüthen-
.e auftritt und der Funiculus kurz bleibt, wie bei den Piperaceen, Polygoneen:
rhältnissmässig selten ist sie campylotrop, d. h. der Knospenkern sammt seinen
illen selbst gekrümmt, wie bei den Gramineen, Fluviales, Caryophylleen u. a.;
re gewöhnliche Form bei den Angiospermen ist aber die anatrope, der Kern
mmt den Hüllen rückläufig, vom Ende des Funiculus gegen dessen Basis hin
wendet, dieser die Micropyle zukehrend (Fig. 351 *E*, 352); in diesem Fall wird
r an der einen Seite der Samenknospe hinlaufende und mit ihr verwachsene
iniculus als Raphe bezeichnet. — Die Micropyle wird häufig, zumal bei den
›nocotylen nur von dem den Knospenkern überragenden inneren Integument
bildet, nicht selten, besonders bei den Dicotylen, wächst aber das äussere Inte-
ment noch über die Mündung des inneren hinauf, und der Micropylecanal wird
nn am äusseren Ende (Exostom) von dem äusseren, an seinem inneren Theil
ndostom) vom inneren Integument gebildet. — Sind zwei oder drei Integumente
rhanden, so entsteht immer das innerste zuerst, dann das äussere, und endlich,
ist viel später das dritte, der Arillus, die Entstehungsfolge ist also bezüglich
r Axe der Samenknospe basipetal. — Die Querzone, aus welcher das einzige
er die beiden eigentlichen Integumente entspringen, wird als Chalaza (besser
Knospengrund) bezeichnet. —

Die Integumente sind meist nur wenige Zellschichten dick und erscheinen
sonders dann, wenn sie einen umfangreichen Knospenkern umhüllen, als Häute
g. 351 *E*); entwickelt sich aber nur ein Integument, so bleibt der Knospenkern
wöhnlich sehr klein, während das Integument dick, massig wird, den Kern

weit überragt und vor der Befruchtung die Hauptmasse der Samenknospe
stellt, wie bei Hippuris (Fig. 330), den Umbelliferen (Fig. 352) und Compos
(Fig. 362).

Ueber die Entwickelungsgeschichte der einzelnen Theile der Samenkn
bestehen noch manche Zweifel; als sicher oder sehr wahrscheinlich lässt sich
gendes angeben: bei der Bildung aufrechter, gerader, atroper Samenknospen
hebt sich das Axenende der Blüthe innerhalb des Fruchtknotens als eine rundli
oder conisch-eiförmige Protuberanz, die an sich schon den Knospenkern darst

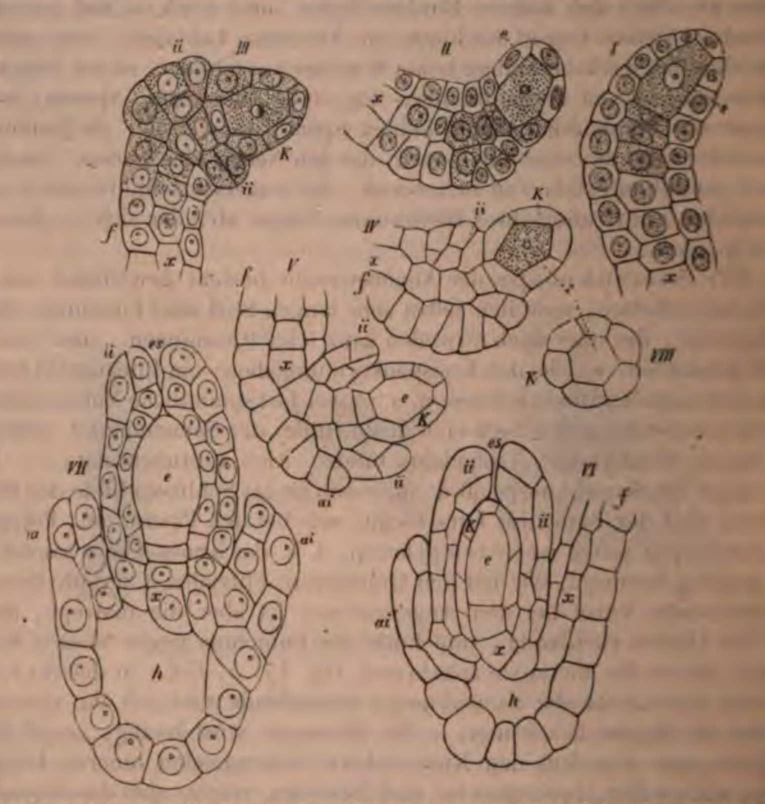
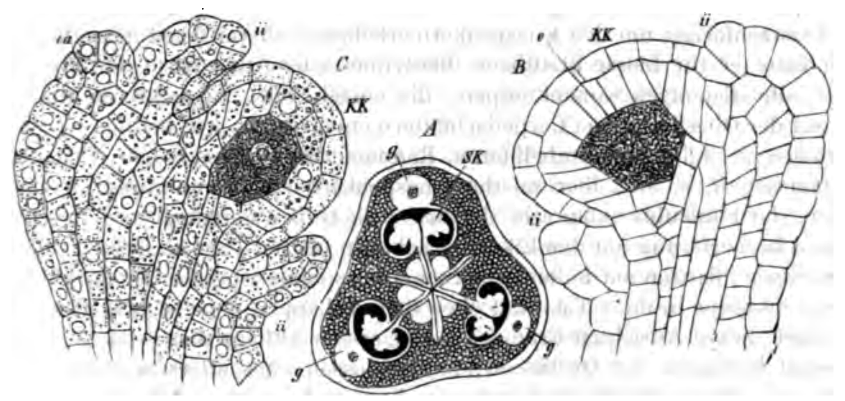


Fig. 366. Orchis militaris: Entwickelung der Samenknospen (550); die Entwickelungsfolge in der Reihe der Zahlen *I—VII*. — *HIII* ist Querschnitt von *I*. — *I—VI* sind von der Seite und im optischen Längs gesehen, *VII* von vorn, der Funiculus würde hinten liegen. — Es bedeutet *x x* die axile Zellreihe, Zelle derselben wird zum Embryosack *e*; *f* der Funiculus; *ii* das innere, *ia* das äussere Integument; Knospenkern, *es* die Micropyle. — *h* ein Intercellularraum. — Bei *VII* hat der Embryosack *e* die Gewebe des Knospenkerns völlig verdrängt.

und aus deren Basis zunächst ein Ringwall hervorwächst, der schliesslich
ganz umhüllt und ihn als Integument überragt; kommt noch ein zweites (äusser
Integument hinzu, so entsteht dieses auf ähnliche Weise unterhalb des ersten
umwächst dieses (Piperaceen, Polygoneen u. a.). — Die später anatrope Same
knospe kann anfangs einen geraden oder nur wenig gekrümmten Gewebezapf
darstellen, wie Fig. 366 *I*, der sich aber an der Stelle, wo das erste oder einz
Integument aus ihm hervorsprosst, alsbald deutlich einkrümmt (*II, III, IV*):
von den Integumenten umfasste Scheiteltheil bildet dann den Kern, während

er jenen liegende Basaltheil den Funiculus darstellt. Bei der weiteren Auslung der Integumente wird die Krümmung immer stärker, der Kern endlich kläufig, noch bevor das äussere ganz ausgebildet ist; dem entsprechend entkelt sich dieses auch an der der Raphe zugekehrten Seite nicht, sondern legt ı auf die freien Theile der Samenknospe, rechts und links an der Raphe hinchsend (Fig. 366 *V*, *VI*, *VII*). — Cramer hat zuerst hervorgehoben, dass trope Samenknospen auch auf andere Art entstehen können (und wahrscheinı ist diess der gewöhnliche Fall), indem der Knospenkern unter dem Scheitel jungen zapfenartigen Trägers (Funiculus) als seitliches secundäres Zäpfchen vorwächst, um sich später nach der Basis des ersteren zurückzukrümmen; se stärkere Rückwärtskrümmung erfolgt, während das einzige oder innere Inument vom Gipfel des Funiculus aus den Kern umwächst, worauf das zweite gument, wenn ein solches sich bildet, vom Scheitel des Trägers her den freien il umhüllt (vergl. Fig. 367 *B*, *C*). Zwar äussert Köhne[1] Zweifel über die



367. **Funkia cordata.** *A* Querschnitt des jungen oberständigen Fruchtknotens, dieser ist dreifächerig, in m Fach sind zwei Samenknospen *sk* sichtbar, die aus den umgeschlagenen Carpellrändern hervorwachsen efässbündel von hellem Parenchym umgeben). — *B* und *C* zwei auf einander folgende Jugendzustände der enknospe im optischen Längsschnitt derselben; *KK* Gewebe des Knospenkerns, *ii* inneres Integument, *ia* äusseres Integument, *e* Embryosack. *A* ist schwach, *B*, *C* sehr stark vergr.

klich seitliche Entstehung des Knospenkerns, nicht nur bei den Compositen, ıdern auch bei Solanum, Hedera, Fuchsia, Begonia u. a.); ich hatte aber wie her, auch neuerlich bei Untersuchungen Grigorieff's an Compositen Gelegent, zahlreiche diesbezügliche Entwickelungszustände zu sehen und mich nicht r davon zu überzeugen, dass der Funiculus neben dem Scheitel der Blüthene entsteht, sondern auch davon, dass der Knospenkern bei seinem ersten Sichtwerden seitlich unter dem Scheitel des Funiculus steht. Möglich, dass die ffindung besonders günstiger Objecte die letzten Zweifel in dieser Frage lösen rd. Für eine Reihe anderer Fälle hat Cramer nachgewiesen, dass bei monöser Blüthenentwickelung mannichfach abgestufte Metamorphosen von Samenospen vorkommen, welche auch auf diesem Wege zu dem Schlusse führen, dass r Knospenkern in diesen Fällen ein seitliches Gebilde am Träger der Samenospe ist. Delphinium elatum, dessen Samenknospen aus den Carpellrändern springen, zeigt bei Missbildungen, wie das Carpell sich in ein offenes, flaches,

1) Köhne: Ueber die Blüthenentwickelung bei den Compositen (Berlin 1866).

fiedertheiliges Blatt umwandelt, dessen Lappen die metamorphosirten Samenknospen sind: der Knospenkern entspringt hier auf der Ober- (Innen-) seite des Blattlappens, der den veränderten Funiculus sammt dem Integument darstellt; Aehnliches fand er bei Melilotus, Primula chinensis und den Umbelliferen[1]. Gestützt auf diese und andere Thatsachen und unter der Annahme, dass die Samenknospe überhaupt niemals ein Terminalgebilde der Blüthenaxe sei, kam Cramer[2]) zu der Ansicht: das Pflanzenei (die Samenknospe) ist entweder ein metamorphosirtes Blatt oder ein metamorphosirter Blatttheil (Blattzipfel oder ein Auswuchs der Blattoberfläche); er halte für ein ganzes Blatt die Samenknospe der Primulaceen und der grossen Familie der Compositen und vermuthe, das Nämliche werde sich bei genauerem Nachsehen auch für andere Pflanzen darthun lassen, besonders für solche, die ein einziges, »angeblich terminales Ei« in der Blüthe besitzen sollen, wie Urtica (Taxus), vielleicht auch für die Dipsaceen u. s. w. Der Eikern sei in diesem Falle eine Neubildung auf dem Ovularblatt, der Funiculus entspreche der Basis, die Integumente entsprechen dem ein- oder zweimal becher- oder kapuzenförmig um den Knospenkern erhobenen oberen Theil desselben; dagegen halte er für blosse Blatttheile (Blattzipfel oder Auswüchse der Blattoberfläche) alle diejenigen Samenknospen, die einzeln oder zu mehreren am Rand, oder auf der Oberfläche von Carpellarblättern entspringen, wie bei den Cycadeen, Abietineen (?), Liliaceen, Umbelliferen, Ranunculaceen, Resedaceen, Cruciferen Leguminosen u. s. w.; hier sei der Knospenkern eine Neubildung an diesen Lappen, der Funiculus entspreche der Basis, die Hüllen entsprechen dem ein- bis zweimal becherförmig um den Eikern erhobenen oberen Theil desselben; nur bei den wenigen Pflanzen mit hüllenlosen Samenknospen entspreche der nackte Kern, die Samenknospe in ihrer Totalität, eben diesem Lappen des Fruchtblattes. — Ich habe mich diesen Ansichten Cramer's in der ersten Auflage dieses Buchs, nur mit Vorbehalt bezüglich der Orchideen, angeschlossen, besonders weil ich damals auf die morphologische Gleichartigkeit des Knospenkerns bei allen Phanerogamen glaubte Werth legen zu müssen; dieser Grund hat für mich, nach weiterer Erwägung, seine Bedeutung verloren, und ich finde mich um so mehr veranlasst, den Samenknospen je nach ihrer Entstehung und Stellung verchiedene morphologische Bedeutung zuzuschreiben, als von Magnus, Rohrbach, Hanstein und Schmitz[3]) gezeigt wurde, dass bei den Piperaceen, Typhaceen, Najadeen wirklich die Samenknospen als Terminalgebilde der Blüthenaxe sich entwickelt, und dass bei Najas die terminale Samenknospe sogar anatrop wird; ich finde in diesen Angaben nicht nur die Bestätigung eigener Beobachtungen an Chenopodeen und Polygoneen, sondern sie berechtigen auch zu der Annahme, dass die schon früher von Payer als terminal beschriebenen Samenknospen wirklich solche sind. — Da es sich indessen hier nicht um eine ausführliche Begründung theoretischer Sätze handelt, so genüge es einstweilen, die verschiedenen Vorkommnisse übersichtlich zusammenzustellen[4].

1) Vergl. auch H. v. Mohl: Vermischte Schriften. Taf. I, Fig. 27—29.

2) Cramer: Bildungsabweichungen bei einigen wichtigeren Pflanzenfamilien und die morph. Bedeutung des Pflanzeneies (Zürich 1869, p. 120), wo auch die Literatur dieses Gegenstandes sorgfältig behandelt ist.

3) Diese Arbeiten sind weiter oben citirt.

4) Vergl. p. 404.

Bezüglich der Stellungsverhältnisse sind zunächst zu unterscheiden:

I. Carpellbürtige Samenknospen, welche aus den Fruchtblättern entspringen, und zwar als:

1) randständige, aus den eingeschlagenen Rändern der Carpelle (Fig. 354, 355, 356, 359);

2) flächenständige, aus der Innenfläche der eingeschlagenen Fruchtblatthälften hervorwachsend, wie es scheint immer mit Freilassung des Mittelnerven des Fruchtblatts (so z. B. Fig. 322, 351);

II. Axenbürtige Samenknospen, welche aus der Verlängerung der Blüthenaxe innerhalb des Fruchtknotens entspringen, wobei die Carpelle selbst steril sind; und zwar sind jene:

3) lateral, wenn sie neben oder unter dem Scheitel der Blüthenaxe entstehen, die sich entweder als Säule erhebt und zahlreiche Samenknospe trägt, wie bei Fig. 361, oder nach Bildung einer solchen zu wachsen aufhört, so dass diese scheinbar terminal sein kann (wie bei Fig. 362);

4) terminal, wenn die Scheitelregion der Blüthenaxe selbst zum Knospenkern wird (wie in Fig. 360, ferner bei Piperaceen, Najas, Typha u. a.).

muss nun in jedem einzelnen Falle entschieden werden, welchem dieser Typen Samenknospen einer gegebenen Pflanze angehören; jedenfalls sind die carpell- tig randständigen bei den Angiospermen die bei weitem häufigsten, während flächenständigen so wie die axenbürtigen nur einzelnen Familien oder Gat- gen angehören. Vergleicht man diese Vorkommnisse mit denen bei den nnospermen, so gehören die Samenknospen der Cycadeen zu den blattbürtig dständigen, die vieler Cupressineen zu den flächenständigen, ferner sind axen- tig terminal die von Taxus, lateral die von Salisburya.

Mit den Stellungsverhältnissen ist nun im Allgemeinen auch die morpholo- he Bedeutung der Samenknospen gegeben: die terminalen sind eben als lussgebilde der Axe, die lateralen als Aequivalente ganzer Blätter, die rand- ndigen als Blattverzweigungen (als Lacinien, Fiedern, Lappen) zu betrachten: flächenständigen können in die Kategorie solcher Blattauswüchse, wie sie be- s in Form der Sporangien bei den Lycopodiaceen auftreten, gerechnet werden. Die Samenknospen der Orchideen aber dürften (gleich den Sporangien der ne und Rhizocarpeen) in die Kategorie der Trichome gehören, insofern sie aus zelnen Oberflächenzellen der wandständigen Placenten (nach Hofmeister) ent- hen und des Fibrovasalstrangs im Funiculus entbehren. Mit diesen Deutungen nmt das Vorkommen der Missbildungen in sofern überein, als die axenbürtig ralen und die blattbürtig randständigen Samenknospen oft genug in Blatt- ilde von gewöhnlicher Form sich umwandeln, was bei den terminalen Samen- spen, den flächenständig carpellbürtigen und denen der Orchideen nicht vor- ommen scheint.

Diese Bemerkungen betreffen einstweilen nur die Samenknospe als Ganzes: vurde aber schon oben bei der Theorie Cramer's auf das morphologisch ver- edene Verhalten des Knospenkerns und der übrigen Theile (Funiculus und gument) hingewiesen: Missbildungen, welche in dieser Beziehung sogar lehr- her sind als die normale Entwickelung, führten Cramer zu dem Resultat, dass

da, wo die Samenknospe als seitliche Auszweigung eines Blattes oder selbst als Aequivalent eines ganzen Blattes erscheint, der Träger (Funiculus) und die Integumente zusammen dem Blattgebilde entsprechen, an welchem der Knospenkern als seitlicher Auswuchs hervortritt, während die Integumente als kapuzenförmig über diesen hinwachsende Lamina des Blattes sich geltend machen. Dem entsprechend wäre dann das Integument einer terminalen Samenknospe als ein ringförmiges Blatt an dem axilen Knospenkern zu deuten[1] (vergl. übrigens Hanstein und Schmitz l. c.), Verhältnisse, auf welche hier indessen nicht weiter eingegangen werden soll.

Zuweilen sind die Samenknospen rudimentär: denen der Balanophoren und Santalaceen fehlen die Integumente, der Kern ist nackt und bei manchen Arten selbst nur aus wenigen Zellen zusammengesetzt. Bei den Loranthaceen kommt es überhaupt nicht mehr zur Bildung einer äusserlich begrenzten, abgegliederten Samenknospe: hier hört das Ende der Blüthenaxe auf fortzuwachsen, sobald die Carpelle angelegt sind, die unter einander so verwachsen, dass von einer Fruchtknotenhöhle kaum noch die Rede sein kann: nur die Entstehung der Embryosäcke in dem axilen Theil des Gewebes des unterständigen Fruchtknotens zeigt, dass diese Stelle der Samenknospe entspricht, und da mehr als ein Embryosack entsteht, bleibt es sogar zweifelhaft, ob diese Gewebemasse als Aequivalent einer oder mehrerer Samenknospen zu betrachten ist.

9) Der Embryosack[3] entsteht durch frühzeitig eintretende Vergrösserung einer ungefähr im Centrum des jungen Knospenkerns liegenden Zelle, während das sie umgebende Gewebe kleinzellig bleibt und noch lange im Zustande des Urmeristems verharrt, um das noch fortdauernde Wachsthum der ganzen Samenknospe zu vermitteln. Bei den Orchideen, wo sie sehr einfach gebaut ist (Fig. 369), besteht die junge Samenknospe aus einer einfachen Zellenschicht, welche eine axile Zellreihe umhüllt; die vorderste Zelle dieser letzteren bildet sich zum Embryosack um und beginnt schon sich zu vergrössern, noch bevor die Integumente aus der peripherischen Schicht hervorwachsen; Hofmeister ist geneigt, dieses Schema auf sämmtliche Samenknospen anzuwenden und den Embryosack überall aus einer Zelle einer axilen die Samenknospe durchziehenden Zellreihe hervorgehen zu lassen. Der Nachweis einer solchen axilen Zellreihe ist indessen bei den sehr kleinzelligen Samenknospen besonders der Dicotylen sehr schwierig, und selbst unter den Monocotylen scheint das Orchideenschema nicht überall zu passen, wie Fig. 367 für Funkia wahrscheinlich macht. — An die Verhältnisse bei Taxus unter den Gymnospermen erinnernd, kommt auch bei Angiospermen der Fall vor, dass anfangs mehrere Embryosäcke angelegt werden; so nach Tulasne bei den Cruciferen, wo aber doch auch nur einer zu voller Ausbildung gelangt. Die Mehrzahl der Embryosäcke im Fruchtknoten von Viscum kann nicht ohne Weiteres hierher gerechnet werden, da man bei dem Mangel aller Abgliederung der Samenknospe nicht weiss, ob die betreffende Gewebe-

---

1) Und in diesem einen Fall wäre die Samenknospe eine Knospe im gewöhnlichen Sinne des Worts, d. h. der Jugendzustand einer blatttragenden Axe.

2) Hofmeister: Neue Beiträge I. (Abh. der K. sächs. Ges. d. Wiss. VI).

3) Das Folgende meist mit Zugrundelegung von Hofmeister's Neuen Beiträgen (Abh. der K. sächs. Ges. der Wiss. VI und VII).

masse des Fruchtknotens als Aequivalent einer oder mehrer Samenknospen zu betrachten sei.

Das weitere Verhalten des Embryosackes der Angiospermen ist von dem der Gymnospermen vielfach verschieden; bei jenen bleibt er bis nach der Befruchtung von einer dicken Lage des Knospenkerngewebes umgeben, er ist dort verhältnissmässig klein und von einer mächtig entwickelten Kernwarze überragt; bei den Angiospermen zeigt der Embryosack schon vor der Befruchtung ein lebhaftes Wachsthum; er verdrängt das ihn umgebende Gewebe des Knospenkerns gewöhnlich so weit, dass er nur von einer dünnen Lage desselben umgeben bleibt oder mit der Innenfläche des inneren Integumentes selbst in Berührung kommt, wie bei den Orchideen (Fig. 366 *VII*); in solchen Fällen bleibt oft noch das Gewebe der Kernwarze erhalten (Aroideen u. a.), nicht selten aber tritt der Scheitel des Embryosackes dieses zerstörend frei hervor; er ragt dann in die Micropyle hinein (Crocus, Labiaten) oder wächst selbst aus dieser als langer Schlauch hinaus (Santalum). Häufig greift auch der mittlere und untere Theil des Sackes noch weiter um sich; bei vielen gamopetalen Dicotyledonen treibt er blinddarmartige Fortsätze, welche in das Gewebe des Integuments zerstörend eindringen, wie bei manchen Labiaten, Rhinanthus, Lathraea. — Während dieser Wachsthumsvorgänge wird das anfangs den ganzen Sack erfüllende Protoplasma vacuolig, es entsteht ein grosser Saftraum, umgeben von einer wandständigen Protoplasmamasse, die sich besonders in der Scheitelwölbung und im Grunde des Embryosackes anhäuft; von dem den Zellken einhüllenden Protoplasma strahlen Stromfäden aus.

Nach Eintritt dieses Zustandes, aber noch lange vor der Befruchtung und selbst vor der Ausbildung der Eizellen, entstehen bei vielen Angiospermen im Grunde des Sackes durch freie Zellbildung einige oder mehrere Zellen, die Hofmeister als »Antipoden der Keimbläschen« bezeichnet; ihr Auftreten ist selbst innerhalb enger Verwandtschaftskreise inconstant; sie betheiligen sich nicht an der späteren Bildung des bleibenden Endosperms, sondern werden von diesem ein- oder ausgeschlossen (Ranunculaceen, Mirabilis u. a.) oder aufgelöst (Crocus, Colchicum). Schon in der 1. Auflage dieses Buchs sprach ich die Ansicht aus, diese wenigen Zellen möchten als das wahre Aequivalent des Endosperms der Gymnospermen zu betrachten sein.

In der Protoplasmaansammlung, welche die Scheitelwölbung des Embryosackes erfüllt, entstehen durch freie Zellbildung diejenigen Körper, welche durch die Befruchtung zur Embryobildung veranlasst und gewöhnlich als Keimbläschen bezeichnet werden. In selteneren Fällen entsteht nur ein solches, wie bei Rheum undulatum, wo es eine runde Primordialzelle mit grossem Kern darstellt und in der engen Scheitelwölbung des Embryosackes verborgen ist; da sich aus dieser Zelle nach der Befruchtung sofort der Vorkeim und an diesem der Embryo bildet, so muss sie ohne Weiteres als Eizelle in dem Sinne wie bei den Kryptogamen aufgefasst werden. Gewöhnlich aber entstehen zwei Keimbläschen oder Keimkörper dicht neben einander im Embryosack, und in diesem Falle sind sie meist nicht rund, sondern länglich, eiförmig, selbst stark verlängert, gewöhnlich mit dem einen schmaleren Ende der Haut des Sackes dicht angeschmiegt, an dem anderen gerundeten kernhaltigen Ende frei, in den Raum desselben hineinragend. In einigen, nicht zahlreichen Gattungen sind die beiden Keimbläschen besonders stark verlängert und eigenthümlich organisirt: so bei Watsonia, Santalum, Gladiolus,

Crocus, Zea, Sorghum [1]; während ihr unteres den Zellkern enthaltendes, nacktes Ende sich abrundet und das gewöhnliche Aussehen einer Primordialzelle darbietet, ragt das andere Ende (besonders auffallend bei Watsonia und Santalum) als dünne schlauch- oder schwanzartige Verlängerung in die Micropyle hinein oder selbst über diese hinaus: an diesem Anhang beobachtet man eine stark hervortretende Längsstreifung, die, wie es scheint, aus Zellstoff besteht, über deren Natur aber noch Zweifel herrscht: Schacht hält den gestreiften Anhang der Keimbläschen für ein besonderes Organ, welches er Fadenapparat nennt, und dem er eine vermittelnde Rolle bei der Befruchtung zuschreibt: nach ihm ragen die beiden Fadenapparate aus der durchbohrten Spitze des Embryosackes hinaus, während Hofmeister annimmt, sie seien noch von einer Ausstülpung des letzteren überzogen, und die Streifung sei eine eigenthümliche Verdickung dieser Hautstelle des Embryosackes selbst, eine Ansicht, die jedoch wenigstens für Watsonia und Santalum kaum haltbar scheint. Nur der untere, gerundete Theil der beiden Befruchtungskörper verhält sich nach dem Eintreffen des Pollenschlauchs an den Fadenapparaten derselben wie eine Eizelle; bei Santalum kommt es nach Schacht ebenso oft vor, dass beide, wie dass nur einer zur Embryobildung fortschreitet; gewöhnlich aber verkümmert der eine ganz, die Fadenapparate betheiligen sich nicht an der durch die Befruchtung hervorgerufenen Entwickelung; sie werden nach Schacht bei Santalum album sogar durch eine im Embryosackscheitel auftretende Querwand von den unteren Theilen abgetrennt. Pringsheim und Strasburger haben darauf hingewiesen, dass der Fadenapparat der Canalzelle im Archegonium der Kryptogamen entspreche; bei dieser auch mir wahrscheinlichen Deutung würde also jedes des beiden »Keimbläschen« dem wesentlichen Inhalt eines Archegoniums (vergl. z. B. Salvinia) entsprechen, der untere, gerundete, entwickelungsfähige Theil der Eizelle, der obere Anhang der Canalzelle, die hier erst nach der Befruchtung von jener sich abtrennt;

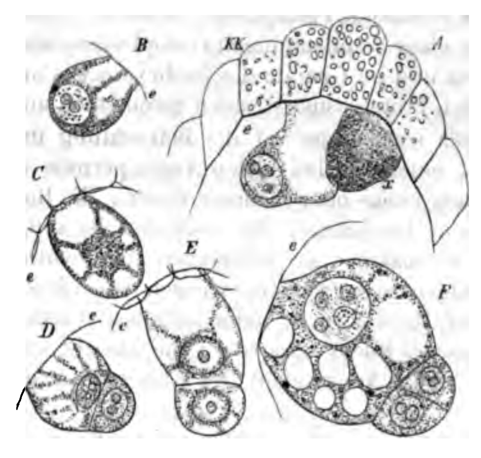


Fig. 368. Funkia cordata: *A* Scheitel des Embryosackes *e* bedeckt mit einer Zellenanlage des Knospenkerns *KK*; *x* das nicht befruchtungsfähige »Keimbläschen«, daneben die eigenthümlich geformte Eizellen mit ihrem Kern. — *B*, *C* Eizellen vor, *D*, *E* solche nach der ersten Theilung; *F* der kugelige Vorkeim mit der zweizelligen Embryoanlage (500).

das sehr vereinzelte Vorkommen des Fadenapparats bei den Angiospermen würde kaum einen Einwand gegen diese Deutung begründen, da es sich hier, wie bei den »Antipoden der Keimbläschen« um rudimentär gewordene Organe handelt, bei denen auch sonst starke Variation und Inconstanz des Vorkommens beobachtet wird. — Bei der weit überwiegenden Mehrzahl der Mono- und Dicotylen fehlt der Fadenapparat der »Keimbläschen«, die auch hier fast immer in Zweizahl (selten zu dreien) auftreten; sie liegen gewöhnlich schief über einander, eines in ...

1) Schacht: Jahrb. f. wiss. Bot. I u. IV; Hofmeister l. c. Bd. VII, p. 675.

cheitelwölbung des Embryosackes dicht eingeschmiegt, das andere weiter ab-
ärts und seitwärts, aber jenem mit breiter Fläche angedrückt, beide mit ihrem
eripherischem Ende der Haut des Sackes adhärirend. Der befruchtete Pollen-
chlauch trifft, wie die Abbildungen Hofmeister's und Schacht's zeigen, gewöhn-
ch (vielleicht immer) auf das scheitelständige Keimbläschen, aber gerade dieses
ntwickelt sich nicht weiter, es geht zu Grunde, während das tiefer seitlich lie-
nde, das der Pollenschlauch gar nicht berührt, den Vorkeim und an diesem den
nbryo erzeugt; es scheint also, dass hier eines der beiden Keimbläschen die
inction des Fadenapparats oder der Canalzelle übernimmt, während das andere
e Eizelle darstellt; ja zuweilen ist das eine sogen. Keimbläschen, wie bei Funkia
rdata (Fig. 368 x) schon vor der Befruchtung desorganisirt; es gleicht einem
umpen körnigen zähen Schleims und nach den Abbildungen Hofmeister's zu
theilen, scheint Aehnliches auch sonst vorzukommen. Jedenfalls kann nur die
ie, den Embryo erzeugende Zelle als Ei gelten, da die andere nicht nur zufällig,
ndern regelmässig mit der Embryobildung überhaupt Nichts zu thun hat; ihre
nction scheint wesentlich nur in der Ueberführung des befruchtenden Stoffs aus
m Pollenschlauch in die entwickelungsfähige Eizelle zu bestehen. Mit dieser
nächst nur die Function betreffenden Bemerkung ist indessen über die morpho-
gische Deutung noch Nichts entschieden, und es bleibt einstweilen dahin gestellt,
in diesen Fällen beide sogen. Keimbläschen den beiden von Santalum und
atsonia entsprechen, oder ob nicht vielleicht das eine, der Destruction anheim-
lende als abgetrennte Canalzelle, das andere als die zugehörige Eizelle auf-
fassen sei.

In einzelnen Fällen findet sich auch bei den Angiospermen Polyembryonie,
e aber auf andere Weise zu Stande kommt als bei den Gymnospermen; im
nbryosack entstehen vor der Befruchtung bei Funkia caerulea, Scabiosa (nach
fmeister) und bei Citrus zahlreiche Eizellen im wandständigen Protoplasma; sie
rden durch das Eintreffen des Pollenschlauchs am Scheitel des Embryosackes
r Embryobildung angeregt, aber von den vielen Embryoanlagen, deren Zahl
sonders bei Citrus sehr beträchtlich ist, gelangen nur wenige zur Keim-
higkeit.

10) Befruchtung[1]. Die auf der Narbe keimenden Pollenkörner treiben
re Schläuche durch den Griffelcanal, wenn ein solcher vorhanden ist, oder ge-
öhnlicher durch das lockere leitende Gewebe im Innern des soliden Griffels
ab bis in die Fruchtknotenhöhle; nicht selten sowohl bei grundständig auf-
hten (Fig. 360), wie bei hängend anatropen Samenknospen liegt die Micropyle
dicht am Grunde des Griffels, dass der herabsteigende Pollenschlauch sofort in
e eintreten kann; häufiger indessen müssen die Pollenschläuche nach ihrem
tritt in die Fruchtknotenhöhle noch weiter fortwachsend die Mündungen der
menknospen aufsuchen, wobei sie durch verschiedene Vorrichtungen auf den
hten Weg geleitet werden; oft sind es papillöse Epithelien der Placenten oder
derer Wandstellen des Fruchtknotens, an denen die Pollenschläuche hinwachsen,
unseren Euphorbien leitet sie ein Haarbüschel von der Basis des Griffels zur
he gelegenen Micropyle, bei den Plumbagineen bildet das leitende Griffelgewebe

1) Ausser den oben cit. Arbeiten Hofmeister's vergl. die historische Darstellung des-
ben in Flora 1857, p. 125, wo die Literatur zusammengestellt ist.

eine abwärts wachsende zapfenförmige Wucherung, die den Pollenschlauch bis i
die Micropyle hinabführt u. s. w.

Da jede Samenknospe zu ihrer Befruchtung einen Pollenschlauch aufnehm
muss, so richtet sich die Zahl derselben, die in den Fruchtknoten eindringen, i
Grossen und Ganzen nach der Zahl der Samenknospen, welche dieser enthä
doch ist im Allgemeinen die Zahl der eindringenden Pollenschläuche grösser
die der Samenknospen; wo diese sehr zahlreich sind, ist daher die Zahl d
Pollenschläuche eine grosse, so z. B. bei den Orchideen, wo man sie als seide
glänzende weisse Bündel selbst mit unbewaffnetem Auge im Fruchtkno
sehen kann.

Die Zeit, welche zwischen der Bestäubung und dem Eintreffen des Polle
schlauchs in der Micropyle vergeht, hängt nicht bloss von der oft sehr beträd
lichen Länge des Wegs (z. B. bei Zea, Crocus), sondern auch von specifisch
Eigenschaften der Pflanze ab; so brauchen nach Hofmeister die Pollenschläu
von Crocus vernus, um den 5—10 Ctm. langen Griffel zu durchsetzen, nur
bis 72 Stunden, die von Arum maculatum, die kaum einen Weg von 2—3 Milli
zurückzulegen haben, mindestens 5 Tage, die der Orchideen 10 Tage, oder sel
einige Wochen und Monate, während welcher Zeit sich im Fruchtknoten erst
Samenknospen ausbilden oder oft selbst erst angelegt werden.

Der Pollenschlauch ist gewöhnlich sehr eng und dünnwandig, so lange
sich rasch verlängert; in die Micropyle eingedrungen verdickt sich seine Wa
meist rasch und sehr beträchtlich, wie es scheint vorwiegend durch Quellung,
dass das Lumen nur einen engen Canal darstellt; Hofmeister vergleicht ihn in di
sem Zustand mit einer Thermometerröhre (so z. B. bei Lilien, Cacteen, Malva
zuweilen erweitert sich auch das Lumen des Schlauchs (Oenotheren, Cucurbi
ceen). Der Inhalt besteht aus körnigem Protoplasma, meist gemengt mit za
reichen Stärkekörnchen.

Innerhalb der Micropyle trifft der Pollenschlauch entweder direct auf d
nackten Scheitel des Embryosackes oder gar, wie bei Watsonia und Santalum
die hinausragenden Fadenapparate der Eizellen; sehr häufig ist aber noch
Theil des Gewebes der Warze des Knospenkerns erhalten, durch welches er s
nun noch den Weg bis zum Embryosack zu bahnen hat. Die Haut am Sche
des letzteren ist oft erweicht und wird nicht selten von dem vordringenden En
des Pollenschlauchs eingestülpt, bei Canna sogar durchbrochen.

Die Berührung des Schlauchs mit dem Scheitel des Embryosackes oder
dem Fadenapparat der Eizellen genügt zur Uebertragung des Befruchtungssto
deren Folgen gewöhnlich schon nach kurzer Zeit im Verhalten des Kerns d
Embryosackes und der Eizelle bemerklich werden. Es kommt jedoch nicht se
vor, dass nach dem Eintreffen des Pollenschlauchs lange Zeit vergeht, bis die
durch angeregte Entwickelung beginnt: mehrere Tage, selbst mehrere Wo
bei vielen Holzpflanzen, wie Ulmus, Quercus, Fagus, Inglans, Citrus, Aes
Acer, Cornus, Rolinia, fast ein Jahr sogar bei americanischen Eichen (mit zw
jähriger Samenreife); bei Colchicum autumnale trifft der Pollenschlauch spät
Anfang Novembers am Embryosack ein, aber erst im Mai des nächsten Ja
beginnt die Embryobildung (Hofmeister).

Schon das Eindringen der Pollenschläuche in das leitende Griffelgewebe
in die Fruchtknotenhöhle bringt oft weitgreifende Veränderungen in der Bl

st diese mit zartem Perigon versehen, so verliert es gewöhnlich schon um t seine Turgescenz, es welkt, um später ganz abzufallen, unter den ist es eine verbreitete Erscheinung, dass schon vor der Befruchtung der ospen der Fruchtknoten lebhaft zu wachsen beginnt (Hofmeister); bei ideen wird durch die Bestäubung nicht nur der Fruchtknoten zu einem , oft lange dauernden Wachsthum veranlasst, sondern die Samenknospen rden erst in Folge dessen befruchtungsfähig, in manchen Fällen sogar Entstehung aus den sonst steril bleibenden Placenten eingeleitet (Hilde- ergl. über Sexualität im III. Buch).

Folgen der Befruchtung im Embryosack; Bildung des erms und des Embryos. Die erste im Embryosack sichtbar wer- ılge der Befruchtung ist (wie ɜr gezeigt hat) das Verschwin- Kerns desselben; erst später ɜh an der Eizelle (s. oben) die des Pollenschlauchs bemerk- umgiebt sich mit einer Zell- , falls sie eine solche nicht r der Befruchtung besass, wie dem genannten Forscher zu- Nuphar, Tropaeolum, Chrian- ınkia, Crocus) vorkommt. — ıfig noch vor der Theilung der ıpätestens während der Umbil- selben in den Vorkeim, beginnt ospermbildung: bei allen ledonen und den meisten Dico- ıtstehen die Endospermzellen ɜie Zellbildung, gleichzeitig in ahl innerhalb des protoplasma- Vandbeleg des Sackes; sie sind kugelig und ohne Zusammen- ɐr einander (Fig. 370); wenn ergrössern, können diese pri- ndospermzellen den Sack sofort , indem sie seitlich sich be- ınd in der Mitte zusammen- Asclepiadeen, Solaneen), oder ıen innerhalb der ersten wand- ı Zellenschicht nochmals neue

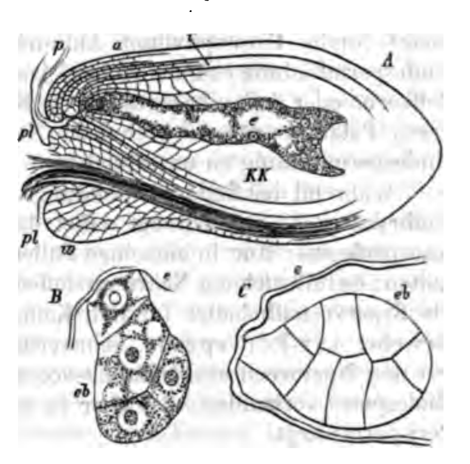


Fig. 369. Viola tricolor: *A* Längsschnitt der anatropen Samenknospe nach der Befruchtung; *pl* die Placenta, *w* Wulst an der Raphe, *a* äusseres, *i* inneres Integument; *p* der in die Micropole eingedrungene Pollenschlauch, *e* der Embryosack, er enthält (links) den Embryo und zahlreiche junge Endospermzellen. — *B* und *C* die Scheitelwölbung zweier Embryosäcke *e*, mit dem daran gehefteten Embryo *eb*, dessen Embryoträger in *B* zweizellig ist.

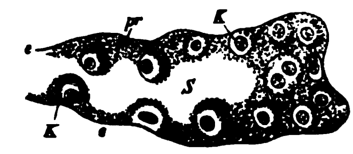


Fig. 370. Viola tricolor, hinterer Theil des Embryosackes; *e* die Haut desselben, *S* der Saftraum, *K* junge Endospermzellen, im Protoplasma *pr* entstanden.

mzellen durch freie Bildung, während jene schon in Vermehrung durch begriffen sind; sie lagern sich diesen innen an, bis der ganze Raum des ısgefüllt ist; nimmt dieser an Umfang sehr beträchtlich zu, wie z. B. bei igen Papilionaceen, Ricinus u. a., so tritt die Erfüllung mit Endosperm ein, die Mitte des Sckes ist mit einer klaren Vacuolenflüssigkeit im un- men erfüllt; in dem zu ungeheurer Grösse heranwachsenden Embryo- Cocosnuss bleibt diese Flüssigkeit (die sogen. Cocosmilch) sogar bis zur

vollen Samenreife erhalten, indem das Endospermgewebe nur eine mehrere l
meter dicke Schicht darstellt, welche die Innenseite der Samenschale auskleide
Sehr enge gestreckte Embryosäcke kleinsamiger Pflanzen werden schon d
eine einfache Längsreihe frei entstandener Zellen ausgefüllt, wie bei Pistia
Arum. Bei einer grossen Zahl dicotyler Pflanzen (z. B. Loranthaceen, Oroban
Labiaten, Campanulaceen u. a.) mit engen, schlauchförmig langen Embryos
theilt sich der Raum des Embryosackes zunächst durch zwei Querwände, w
in allen oder einzelnen der so durch Theilung entstandenen Zellen weitere T
lungen eintreten, aus denen das Endospermgewebe hervorgeht, das hier
selten nur bestimmte Stellen des Embryosackes erfüllt, oder der Sack theilt
durch eine Querwand in zwei Tochterzellen, deren obere die Embryoanlage
hält und durch freie Zellbildung Endosperm in geringem Quantum erzeugt (N
phaea, Nupha, Ceratophyllum, Anthurium) [1]. — Nur bei wenigen Familien is
Endospermbildung rudimentär, auf das vorübergehende Erscheinen einzelner f
Zellkerne oder Zellen beschränkt, so bei Tropaeolum, Trapa, Najadeen, Alis
ceen, Potamogetoneen, Orchideen; bei Canna scheint selbst diese rudimen
Endospermbildung zu unterbleiben.

Während der Endospermbildung vergrössert sich gewöhnlich der Umfang
Embryosackes, er verdrängt dabei das ihn entwa noch umgebende Gewebe
Knospenkerns; nur in einzelnen Fällen bleibt letzteres ganz oder theilweise
halten; es füllt sich mit Nahrungsstoffen, gleich dem Endosperm und vertritt di
als Reservestoffbehälter für den Keim; bei den Scitamineen (Canna) ist di
Gewebe, das Perisperm, sehr reichlich entwickelt, das Endosperm fehlt ga
bei den Piperaceen und Nymphaeaceen ist dagegen im reifen Samen ein klei
Endosperm vorhanden, das aber in einer Ausbuchtung des viel massenhafte
Perisperms liegt.

Während das vom Embryosack umgebene Endosperm an Umfang zunim
bildet sich aus den Integumenten die Samenschale, welche dem Wachsthum d
selben im Umfang folgt; bei Crinum capense (und einigen anderen Amaryllid
aber zersprengt das fortwachsende Endosperm nach Hofmeister die Samensch
und sogar die Wand des Fruchtknotens, seine Zellen erzeugen Chlorophyll, (
Gewebe bleibt saftig uud bildet Intercellularräume (was sonst nicht geschie
bei Ricinus erfolgt erst bei der Keimung des reifen, in feuchter Erde liegend
Samens ein ähnliches Wachsthum, welches die Samenschale zersprengt (
und das vorher eirunde etwa 8—10 Millim. lange Endosperm zu einem 20—
Millim. langen flachen breiten Sack umfort, der die heranwachsenden Keimbl
so lange umgiebt, bis diese ihm sämmtliche Nährstoffe entzogen haben.

Bei den Monocotyledonen und vielen Dicotyledonen bleibt der Embryo inn
halb des Endosperms klein, von ihm umhüllt oder seitlich berührt (Gräser); sei
ohne Intercellularräume zusammenschliessenden Zellen erfüllen sich bis z
Samenreife mit protoplasmatischer Substanz und fettem Oel oder Stärke oder
beiden, in welchem Falle sie dünnwandig bleiben; das Endosperm erscheint da
als der mehlige (stärkereiche) oder fettige Kern des reifen Samens, neben oder
welchem man den Embryo zu suchen hat; nicht selten aber wird es hornar

---

1) Weiteres über diese von Hofmeister beschriebenen Verhältnisse s. unten in der Cha
rakteristik der Dicotyledonen.

möge einer beträchtlicheren Verdickung seiner (quellungsfähigen) Zellwände
ttel und andere Palmen, Umbelliferen, Coffea u. a.); wird diese ausserordent-
stark, so kann das Endosperm als steinharte Masse die Samenschale erfüllen,
bei Phytelephas (dem vegetabilischen Elfenbein); in solchen Fällen dient
n die Verdickungsmasse der Endospermzellen, welche während der Keimung
gelöst wird, neben dem protoplasmatischen und fettigen Inhalt derselben, dem
m zur ersten Nahrung. — Das reife Endosperm, wenn reichlich entwickelt,
gewöhnlich die Form des ganzen reifen Samens, von dessen Schale es gleich-
ssig überzogen wird; seine aussere Form ist daher meist einfach, häufig ge-
det: doch kommen nicht selten, zumal bei den Dicotylen, beträchtliche Ab-
chungen von diesem Verhalten vor; so ist es z. B. bei Coffea die bekannte
feebohne, welche mit Ausnahme des winzigen Embryos, der in ihm verborgen
ganz aus dem hornigen Endosperm besteht; dieses aber ist, wie ein Quer-
nitt zeigt, eine mit ihren Rändern zusammengeschlagene Platte. — Das
rmorirte Endosperm, welches den Kern der sogen. Muscatnuss (Samens von
ristica fragrans) sowie der Arecanuss (des Samens der Arecapalme) darstellt,
dankt seine Marmorirung dem Umstand, dass eine innere dunkele Schicht der
nenschale von aussen her in Form strahlig gestellter Lamellen in enge falten-
ge Einbuchtungen des hellen Endosperms hineinwuchert. — Das reife Endo-
rm ist entweder ein ganz solider Gewebekörper, oder es besitzt eine innere
ılung, die z. B. bei der Brechnuss (Same von Strychnos nux vomica) einen
hen, engen, breiten Spalt darstellt: offenbar eine Folge davon, dass das von
ı Umfang des Embryosackes aus nach innen wachsende Endosperm einen
tleren Raum frei lässt, der, wie schon erwähnt, bei der Cocosnuss sehr gross
l mit Saft erfüllt ist; in solchen Fällen ist also das Endosperm ein hohler dick-
ıdiger Sack, mit rundlichem oder spaltenförmigem Lumen.

In sehr zahlreichen Familien der Dicotyledonen wachsen die ersten Blätter
Embryos (Keimblätter, Cotyledonen) vor der Samenreife zu so umfangreichen
pern heran, dass sie das bereits vorhandene Endosperm verdrängen und
liesslich den ganzen vom Embryosack und der Samenschale umschlossenen
ım erfüllen, während der Axentheil des Keims und die zwischen den Cotyle-
arbasen liegende Knospe desselben auch hier ein nur unbeträchtliches Volumen
ngen; in diesen dicken, fleischigen oder laubblattähnlichen und dann meist
ılteten Cotyledonen häuft sich die sonst im Endosperm aufgespeicherte Reserve-
rung von protoplasmatischer Substanz und Stärke oder Fett an, um während
Entfaltung der Keimtheile verbraucht zu werden. Diese Anfüllung der Coty-
ınen mit so reichlichen Mengen von Reservenahrung scheint durch Aufnahme
selben aus dem Endosperm stattzufinden, und so liegt der Unterschied dieser
reifen Zustand endospermfreien Samen von den endospermhaltigen wesentlich
darin, dass bei ihnen die Reservenahrung des Endosperms schon vor der Kei-
ng in den Embryo übergeht, was bei jenen erst während derselben geschieht.
Vorkommen endospermhaltiger und endospermfreier reifer Samen ist inner-
ı grösserer Formenkreise mehr oder minder constant und daher systematisch
werthbar; endospermfrei sind z. B. von den bekannteren Familien die Com-
ten, die Cucurbitaceen, die Papilionaceen, die Cupuliferen (Eiche, Cuche) u. a.
eilen vergrössert sich der Embryo auch nur so weit, dass das Endosperm als
ihn umgebende ziemlich dünne Haut erscheint.

Wir kehren nun noch einmal zu der eben befruchteten Samenknospe zurück, um die Bildung des Embryos zu verfolgen. So wie bei den Gymnospermen verwandelt sich auch bei den Angiospermen die Eizelle nicht unmittelbar in den Embryo; ihr der Micropyle zugekehrtes Ende verwächst mit der Haut der Scheitelwölbung des Embryosackes, sie verlängert sich sodann, ihr freies Ende nach dem Grund der Samenknospe hingekehrt und erleidet dabei eine oder einige Quertheilungen. Der so gebildete Vorkeim bleibt gewöhnlich kurz (Fig. 369), zuweilen, wie bei Funkia, schwillt seine Basalzelle kugelig auf (Fig. 368), in anderen Fällen dagegen verlängert sich schon die Eizelle vor der Theilung zu einem langen, engen Schlauch, wie bei Loranthus (nach Hofmeister), wo dieser bis in den erweiterten Grund des langen schlauchförmigen Embryosackes vordringt, um dort innerhalb des Endosperms an seinem Scheitel die Embryonalkugel zu bilden. Bei

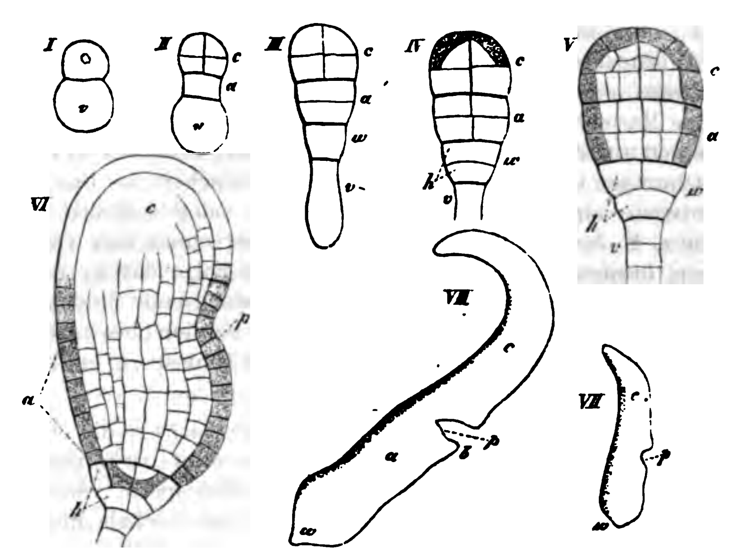


Fig. 371. Darstellung der Embryobildung bei Monocotylen (Alisma) nach Handzeichnungen Hanstein's. Entwicklungsfolge nach den Zahlen *I* bis *VIII*; überall der Vorkeim; *h* die Hypophyse; *w* Region, in welcher die Wurzel; *p* in welcher die Knospe entsteht, *c* Cotyledon; *b* erstes Blatt. (*VII* und *VIII* viel weniger vergrössert als die anderen.) Das Dermatogen ist dunkel gehalten.

den Dicotylen, deren Endosperm nur an bestimmten, tieferen Stellen des Embryosackes durch Theilung entsteht, ist eine solche, wenn auch nicht so beträchtliche Verlängerung der Eizelle gewöhnlich (Pedicularis, Catalpa, Labiaten). — Die dem Grund des Embryosackes, also auch der Samenknospe zugekehrte Scheitelzelle der aus zwei oder mehr Zellen bestehenden Vorkeims ist sphärisch abgerundet, in ihr tritt zuerst eine longitudinale oder nur wenig schief gestellte Theilungswand auf, womit die Bildung des Embryos beginnt (vergl. auch p. 17, Fig. 14); indem derselbe unter rasch wiederholten Zweitheilungen fortwächst, entsteht ein kugeliger oder eiförmiger kleinzelliger Gewebekörper, an welchem später die ersten Blattgebilde (Cotyledonen) hervortreten, während die Anlage der ersten Wurzel an der Grenze von Vorkeim und Embryo durch Differenzirung des Gewebes bemerklich wird. — Die ersten Zellen im Embryokörper erscheinen nicht selten so gelagert, als ob sie aus schiefen Theilungen einer Scheitelzelle nach zwei oder

ei Richtungen hin hervorgegangen wären (Fig. 369 *C*), eine Auffassung, zu der nz besonders die erste schief gestellte Wand der Scheitelzelle am Vorkeim aufrdert, auch fand ich bei Rheum Scheitelansichten junger Embryonen, die auf s Vorhandensein einer dreiseitigen Scheitelzelle hinwiesen. Nach neueren und rtgesetzten Beobachtungen Hanstein's ist der Vorgang jedoch ein wesentlich iderer; nach ihm liegt die erste Längswand, auch wenn sie schief zur letzten uerwand steht, doch in der Mediane des sich bildenden Keimkörpers, und nicht lten ist sie auf der letzten Querwand senkrecht, also in der Wachsthumaxe des orkeims gelegen [1]). Mit dem Auftreten dieser medianen Längswand in der priären Keimzelle ist aber die Möglichkeit einer Scheitelzelle mit zwei- oder mehrihiger Segmentirung ausgeschlossen. — Die Constituirung des Monocotylenkeims ird nach Hanstein besonders klar bei Alisma beobachtet; Fig. 371 zeigt in *II* er der Vorkeimzelle *v* noch zwei andere über einander liegende Zellen *v* und *c*. ren letzte bereits durch eine Längs- und eine Querwand in vier wie Kugeladranten gelagerte Zellen getheilt ist; die Vergleichung des Zustände *II* bis *V* giebt, dass die weitere Ausbildung zunächst in basipetaler Folge fortschreitet, mal tritt noch eine durch intercalare Theilung entstandene Zelle $w = h$ zwischen m Ende des Vorkeims und dem bereits vorhandenen Keimkörper *ac* auf, aus r sich später die Wurzel bildet; Hanstein nennt sie und das aus ihr hervorbende Gewebe die Hypophyse. Noch bevor es zu einer äusseren Gliederung des imkörpers kommt, sondert sich sein Urmeristem in eine einschichtige periphече Lage, welche in der Zeichnung schattirt ist, und in ein inneres Gewebe; e ist die primäre Epidermis, das Dermatogen, welches fortan nur noch in die iche wächst und ausschliesslich radiale Theilungen erfährt; die Figuren *IV* bis ' zeigen, dass das Dermatogen durch tangentiale Theilungen und in basipetaler lge fortschreitend von den primären Zellen des Keims abgetrennt wird. Die ere Gewebemasse lässt bald darauf eine weitere Differenzirung erkennen; rch vorwiegend longitudinale Theilungen sondert sich ein axiler Gewebestrang s, der das Plerom, also das die späteren Fibrovasalstränge erzeugende Gewebe rstellt, während das zwischen ihm und den Dermatogen liegende, durch häuere Quertheilungen charakterisirte Urmeristem das Periblem, d. h. das primäre ndengewebe ist. Erst wenn in dem oberen Theil *ac* des Keims diese Gebedifferenzirung angedeutet ist, beginnt sie auch in der Hypophyse *h*, deren tere Schicht sich an der Bildung des Dermatogens nicht betheiligt, während obere Hypophysenschicht eine Fortsetzung des Dermatogens und des Periems des Keimkörpers hervorbringt (*VI*), womit, wie unten noch gezeigt werden l, die Wurzel als hinterer Anhang des Keims constituirt ist. Hanstein beichnet den Scheiteltheil *c* des Embryos als erstes Keimblatt (Cotyledon), an ssen Basis bei *b* der Scheitel des Stammes sich erst nachträglich seitlich bildet; der Cotyledon aber wirklich das Scheitelgebilde der Keims, was mir noch

1) Das im Text Folgende nach den vorläufigen Publicationen Hanstein's (Monatsber. der derrheinischen Ges. f. Natur- und Heilkunde. 15. Juli und 2. August 1869), sowie nach sführlichen brieflichen Mittheilungen; Prof. Hanstein hatte die Gefälligkeit, mir auch zahlche Abbildungen zur Ansicht zu übersenden, und mit seiner Erlaubniss sind die Fig. 371, 2, 373 u. 374 danach copirt; auch hatte ich im Sommer 1869 Gelegenheit, bei Hanstein Präрate wie in Fig. 372 selbst zu sehen. Vergl. auch Hanstein, Botan. Abhandl. Bonn. Heft I, sführliche Darstellung der Entwickelung der Keime der Mono- und Dicotylen.

nicht hinreichend sicher scheint, so kann er unmöglich als Phyllom gelten, wenn er auch nachträglich ganz das Aussehen eines Laubblattes (wie bei Allium) annimmt.

Viel klarer als bei den Monocotylen, unter denen besonders die Gräser Schwierigkeiten veranlassen, treten die einzelnen Momente bei der Constituirung des Keims aus den ersten Zellen bei den Dicotylen hervor, unter denen Hanstein besonders Capsella bursa pastoris ausführlich schilderte. Fig. 372 zeigt zunächst, dass und wie sich der Keimkörper aus der spärischen Scheitelzelle an dem mehrgliedrigen Vorkeimfaden *v* entwickelt, während auch hier eine am Keimkörper

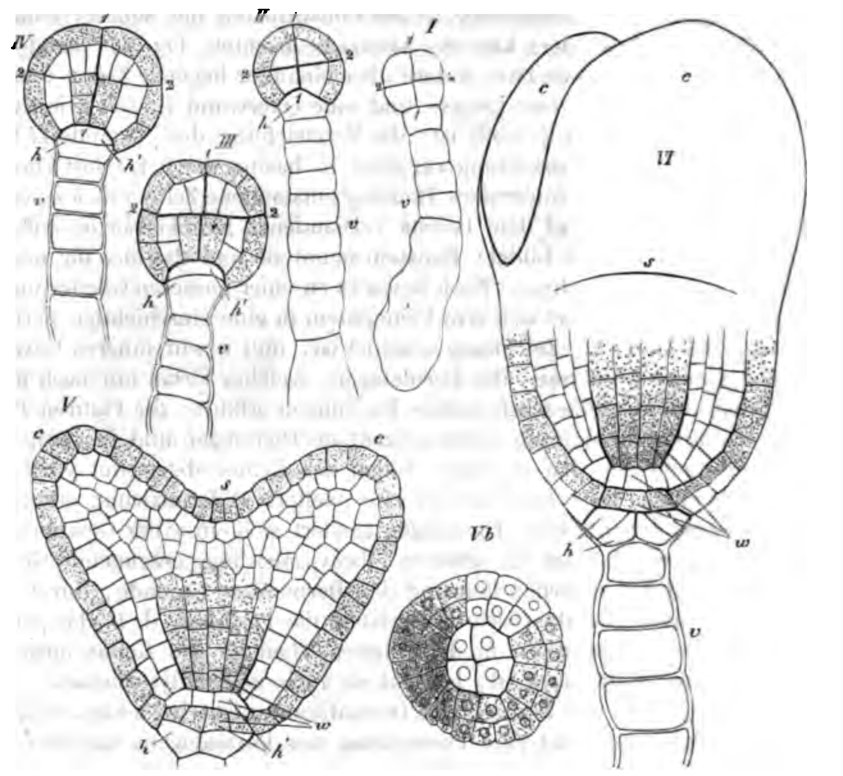


Fig. 372. Darstellung der Keimbildung von Capsella bursa pastoris nach Handzeichnungen Hanstein's. — Entwickelungsfolge von *I* bis *VI* (*Vb* Wurzelende von unten gesehen); 1, 1—2, 2 die ersten Theilungen der Scheitelzelle des Vorkeims; *hh* die Hyphophyse, *v* Vorkeim, *c* die Cotyledonen, *s* Scheitel der Axe, *w* die Wurzel. Dermatogen und Plerom sind dunkel gehalten.

basale Zelle *h* die Hypophyse darstellt, aus welcher die Wurzelanlage hervorgeht. Die sphärische primäre Zelle des Keimkörpers theilt sich zuerst durch eine Längswand 1, 1, worauf in jeder der beiden Hälften eine Quertheilung 2, 2 erfolgt, so dass auch hier der Keimkörper zunächst aus vier Kugelquadranten besteht, deren jeder demnächst noch eine tangentiale Theilung erleidet, durch welche vier äussere Zellen als Anlage des Dermatogens und vier innere Füllzellen entstehen (*II*); während erstere nur noch in die Fläche wachsen und Radialtheilungen erfahren, wächst der innere Gewebekörper allseitig und erleidet Theilungen, aus

:enen schon frühzeitig die Differenzirung von Plerom (in der Zeichnung dunkel ehalten *III*, *IV*, *V*) und Periblem hervorgeht; unter lebhafter Zellenvermehrung ergrössert sich der aus der Urzelle des Keims hervorgegangene Gewebekörper, nd bald treten neben dem Scheitel (*s* in *V*) zwei umfangreiche Protuberanzen :, *c*) die ersten Blätter, die Cotyledonen hervor; der Stammscheitel ist einstweilen ur als das Ende der Längsaxe des Keims vorhanden, erst später bildet sich hier in zwischen den Cotyledonen tief eingeschlossener Gewebehügel, der Vegetaionskegel des Stammes. Das hintere (basale) Ende des Keimstammes ist nach der)ifferenzirung seines Urmeristems in Dermatogen, Periblem und Plerom so zu agen offen (Fig. *II*, *III*, *IV*), so lange die Hypophyse *h* dieser Differenzirung noch ntbehrt; schliesslich tritt sie auch hier ein und zwar so (wie bei Fig. 371), dass ie obere ihrer beiden Zellen in zwei Schichten zerfällt, deren äussere sich als)ermatogen an das des Stammes anschliesst (*Vh'*), während die innere eine Fortetzung des inneren Gewebes des letzteren liefert. Die untere Hypophysenzelle *h*

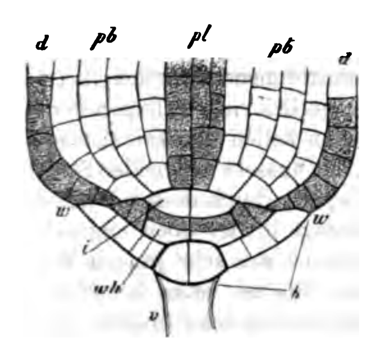


Fig. 373. Schematiche Darstellung der Entstehung der Hauptwurzel bei Monocotyledonen und ihres Zusammenhangs mit dem Stamm nach einer Handzeichnung Hanstein's; *v* Vorkeim, *h* Hypophyse, *w w* Grenze von Wurzel und Stamm; *wh* Wurzelhaubenkappe; *d* Dermatogen, *pb* Periblem, *pl* Plerom.

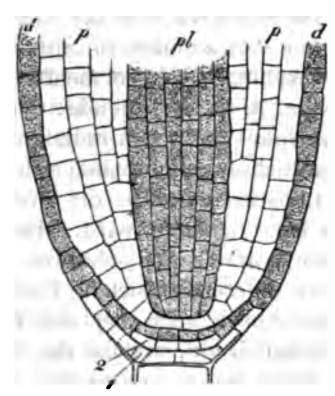


Fig. 374. Aehnliches Schema für einen dicotylen Embryo (nach Hanstein). 1 und 2 die ersten Kappen der Wurzelhaube; *p* Periblem, sonst wie Fig. 373.

theilt sich kreuzweis (Fig. *Vb* von unten gesehen) und kann als ein Uebergangsgebilde zwischen Vorkeim und Wurzel (Wurzelanhang) oder auch als erste Kappe der Wurzelhaube betrachtet werden. Von ganz besonderem Werth ist Hanstein's auch von Reinke [1]) bestätigte Darstellung des Wachsthums der Wurzelhaube der Phanerogamen, die wie Fig. 373 und 374 zeigt, einfach als eine Wucherung des Dermatogens bezeichnet werden kann; diese peripherische Gewebeschicht, die sonst einfach bleibt und in Dauergewebe übergehend die Epidermis darstellt, wächst da, wo sie den Vegetationspunkt der Wurzel überzieht, auch in die Dicke und erfährt periodisch wiederkehrend tangentiale (Flächen-) Theilungen; von den jedesmal entstehenden zwei Schichten wird die äussere zu einer Kappe der Wurzelhaube (*wh* in Fig. 373 und 2 in Fig. 374), die innere bleibt Dermatogen und wiederholt demnächst denselben Vorgang; dieses den Vegetationskegel der Wurzel überziehende Dermatogen verhält sich also ähnlich wie eine Phellogenschicht,

1) Vergl. auch Reinke: Wachsthumsgesch. u. Morphol. der Phanerogamenwurzel in Hanstein's botan. Abhandlgn. Bonn 1871. Heft III.

wenn auch darin ein Unterschied besteht, dass die vom Korkcambium erzeugten Zellen sofort Dauerzellen werden, während die der Kappe noch theilungsfähig bleiben, so dass aus der einfachen, vom Dermatogen abgetrennten Schicht eine mehrschichtige Kappe der Wurzelhaube entsteht, deren Wachsthum im Centrum am lebhaftesten ist und nach dem Umfang hin erlischt. Die Spaltung des Dermatogens in je zwei Lamellen schreitet gewöhnlich vom Scheitel nach dem Umfang des Wurzelendes hin fort, bei den Nebenwurzeln von Trapa geshieht nach den genannten Beobachtern das Gegentheil.

Nicht selten entstehen im Embryo schon vor der Samenreife neben der bis jetzt betrachteten Hauptwurzel auch Seitenwurzeln, so z. B. bei vielen Gräsern und manchen Dicotylen, wie bei Impatiens nach Hanstein und Reinke, bei Cucurbita nach meinen Beobachtungen; bei Trapa natans abortirt die Hauptwurzel frühzeitig, aus dem hypocotylen Axenstück entstehen aber frühzeitig Seitenwurzeln.

Die Seitenwurzeln der Angiospermen entstehen nach den gen. Beobachtern aus dem Pericambium im Sinne Nägeli's (vergl. das bei Fig. 115 Gesagte); ihre Entwickelung wurde bei mehreren Pflanzen übereinstimmend gefunden; bei Trapa natans z. B. ist sie folgende: eine Gruppe von Zellen des einschichtigen Pericambiummantels theilt sich radial, die neu entstandenen Zellen strecken sich in derselben Richtung und theilen sich dann tangential; die äussere der beiden Schichten liefert das Dermatogen, die innere den Wurzelkörper, durch dessen Wachsthum jenes hervorgewölbt wird. Das Dermatogen erzeugt in der oben angegebenen Art die Wurzelhaube, das von ihm bedeckte Gewebe des sehr jungen Wurzelkörpers differenzirt sich in Plerom und Periblem. Ebenso ist es bei Pistia und wahrscheinlich auch bei den Gräsern; Hanstein und Reinke finden »nirgends eine Scheitelzelle, welche das Wachsthum einleitet, wie bei den Kryptogamen. stets folgt eine Gruppe von Zellen dem gemeinsamen, einheitlichen Gestaltungstrieb.«

Die verschiedene Grösse, welche der Embryo im reifen Samen der Angiospermen erreicht, wurde schon bei Gelegenheit des Endosperms erwähnt. Die äussere Gliederung beschränkt sich zuweilen auf die Anlage der Wurzel am hinteren Ende des Keimstammes und auf die Cotyledonen (Curcurbita, Helianthus. Allium Cepa u. a.), zwischen denen der nackte Vegetationspunkt liegt. Nicht selten aber wächst dieser letztere schon vor der Samenreife weiter fort und erzeugt einige weitere Blattgebilde (Gräser, Phaseolus, Faba, Quercus, Amygdalus u. a.), die dann nach hergebrachter Nomenclatur als Plumula zusammengefasst werden und erst während der Keimung des Samens sich entfalten. Die Gewebesysteme sind zur Zeit der Reife gewöhnlich schon deutlich als solche differenzirt, die einzelnen Formen des Dauergewebes aber bilden sich erst später während der Keimung aus. Von dieser weit fortschreitenden Ausbildung der jungen Pflanze innerhalb des reifenden Samens machen die chlorophyllfreien Schmarotzer und Humusbewohner, besonders aber die Orchideen eine auffallende Ausnahme; bei ihnen bleibt der Embryo bis zur Samenreife ein rundliches, zuweilen nur aus wenigen Zellen zusammengesetztes Körperchen ohne alle äussere Gliederung in Stamm, Blätter und Wurzel, die erst nach der Keimung und auch dann zuweilen nur unvollkommen zu Stande kommt.

12) **Ausbildung von Same und Frucht.** Während im Embryosack das Endosperm und der Embryo sich ausbilden, wächst nicht nur die Samenknospe, sondern auch die sie umgebende Fruchtknotenwand. Indem aus gewissen Zellschichten der Integumente oder aus dem ganzen Gewebe derselben sich die Samenschale bildet, deren Bau ein äusserst verschiedener sein kann, wird die Samenknospe mit ihrem durch die Befruchtung enstandenen Inhalt zum Samen; die Fruchtknotenwand, die Placenten und Scheidewände des Ovariums nehmen nicht nur an Volumen zu, sondern erfahren die mannigfaltigsten Veränderungen der äusseren Umrisse und noch mehr der inneren Structur; sie stellen mit dem Samen zusammen die Frucht dar; die veränderte Fruchtknotenwand führt fortan den Namen Pericarpium; ist eine äussere Hautschicht besonders differenzirt, so heisst diese Epicarpium, die innere Endocarpium; nicht selten liegt zwischen beiden eine dritte Schicht, das Mesocarpium. Je nach der ursprünglichen Form des Fruchtknotens und der Structur seines Gewebes im reifen Zustand unterscheidet man eine Reihe typischer Fruchtformen, deren Nomenclatur unten im Anhang aufgeführt werden soll. Nicht selten erstreckt sich aber die lange Reihe tiefgreifender Veränderungen, welche die Befruchtung hervorruft, auch auf Theile, welche nicht zum Fruchtknoten, selbst auf solche, die nicht einmal zur Blüthe gehören; da sie aber in physiologischer Hinsicht mit zur Frucht gehören und gewöhnlich mit dieser zusammen ein Ganzes darstellen, welches von den übrigen Theilen der Pflanze sich scharf abgrenzt, so mag ein derartiges Gebilde (z. B. die Feige, Erdbeere, Maulbeere) als Scheinfrucht bezeichnet werden.

Zu einer gewissen Zeit löst sich entweder die Frucht sammt ihrem Samen von der übrigen Pflanze ab, oder der Same allein trennt sich von der aufgesprungenen Frucht; diess ist die Zeit der Reife. Bei vielen Species stirbt mit der Reife der Früchte die ganze Pflanze ab; eine solche Species wird **monocarpisch** (nur einmal Früchte tragend) genannt; die monocarpischen Pflanzen sind zu unterscheiden in solche, die schon in der ersten Vegetationsperiode fructificiren (annuelle Pflanzen), oder erst in der zweiten (bienne Pflanzen), oder endlich erst nach mehreren oder vielen Vegetationsperioden (monocarpisch perennirend, z. B. Agave americana). Die meisten Angiospermen sind aber **polycarpisch**, d. h. die Lebensfähigkeit des Exemplars wird durch die Fruchtreife nicht erschöpft, die Pflanze wächst fort und fructificirt periodisch von Neuem; sie ist polycarpisch perennirend.

---

1) **Blüthenstände (Inflorescenzen).** Bei den Angiospermen ist es ziemlich selten, dass die Blüthen vereinzelt am Gipfel der Hauptsprosse oder in den Axeln der Blätter auftreten; viel häufiger entstehen am Ende der Hauptsprosse oder aus den Axeln ihrer Laubblätter eigenthümlich ausgebildete Verzweigungssysteme, welche die Blüthen meist in grösserer Anzahl tragen und vermöge ihrer Gesammtform von dem übrigen »vegetativen Stock« sich unterscheiden, bei polycarpischen Pflanzen nach der Fruchtreife sogar abgeworfen werden: die Blüthenstände oder Inflorescenzen. Der Habitus dieser Verzweigungssysteme hängt nicht bloss von der Zahl, Form und Grösse der von ihnen getragenen Blüthen ab, sondern auch von der Länge und Dicke der Sprossglieder, ferner von der Ausbildung der Stützblätter, aus deren Axeln die Zweige entspringen; diese sind gewöhnlich viel einfacher gestaltet und kleiner als die Laubblätter, nicht selten bunt (d. h. nicht grün) oder gar nicht gefärbt: sie werden als Hochblattformation unterschieden, der man auch die an den

Blüthenstielen entspringenden, oft keine Axensprosse tragenden Vorblätter zuzählt; zuweilen fehlen derartige Blätter innerhalb der Inflorescenz ganz oder an gewissen Stellen, die Blüthenaxen oder deren Mutteraxen sind dann nicht axillär (Aroideen, Cruciferen u. m. a.) und bei den Borragineen sollen die sehr eigenthümlichen Blüthenstände nach neueren Beobachtungen Kaufmann's sogar aus dichotomischer Verzweigung hervorgehen, obgleich am vegetativen Stock die gewöhnliche axillär monopodiale Verzweigung auch hier stattfindet.

Indem die angedeuteten und andere Eigenthümlichkeiten in verschiedener Weise sich vereinigen, entstehen sehr mannigfaltige Formen von Blüthenständen, deren jede bei einer bestimmten Pflanzenspecies constant ist, oft eine ganze Gattung oder Familie charakterisirt; die Form der Inflorescenz ist oft nicht nur für den Habitus der Pflanze entscheidend, sondern auch als systematisches Argument verwerthbar.

Die Eintheilung der Blüthenstände wird zweckmässiger Weise vor Allem von den Verzweigungsverhältnissen auszugehen haben; indem diese, weniger variabel als die übrigen Eigenschaften, sich auf wenige Typen zurückführen lassen, liefern sie die unterscheidenden Merkmale der Hauptgruppen, die dann nach der Länge und Dicke der einzelnen Axen und nach anderen Merkmalen in Unterabtheilungen zerfallen.

Bezüglich der Verzweigung ist nun zunächst zu beachten, dass jeder Blüthenstand seine Entstehung der normalen Endverzweigung fortwachsender Axen verdankt; diese ist aber bei den Angiospermen mit Ausnahme der unten sub 14) genannten Fälle monopodial, d. h. die Zweige treten seitlich unter dem Scheitel des fortwachsenden Muttersprosses hervor; sind an diesem die Blätter (hier Stützblätter, Deckblätter, Bracteen) deutlich entwickelt, so entspringen die Seitenzweige aus ihren Axeln, sind sie undeutlich oder abortirt, so sind die Axen des Blüthenstandes zwar nicht axillär, ihre Verzweigungs- und sonstigen Wachsthumsverhältnisse bleiben aber dieselben, wie wenn jene vorhanden wären, und braucht man bei Aufstellung der Abtheilungen auf diesen Umstand kein besonderes Gewicht zu legen (vergl. p. 152); practisch genommen ist aber die Gegenwart der Stützblätter allerdings von Werth, sie erleichtert die Erkennung des wahren Verzweigungsverhältnisses auch an fertig entwickelten Inflorescenzen, insofern der axilläre Spross immer ein Seitenspross ist; ohne dieses Merkmal ist es aber nicht selten schwierig, zu sagen, was Mutteraxe und Seitenaxe sei, da die letztere nicht selten ebenso stark oder viel stärker fortwächst als jene. — In der allgemeinen Morphologie § 24 wurden die Principien festgestellt, nach denen die Verzweigungssysteme überhaupt einzutheilen sind; sie gelten in jeder Hinsicht auch für die Inflorescenzen, und auf ihnen basirt die Unterscheidung der grossen Gruppen in der folgenden Eintheilung; von den zahlreichen einzelnen Formen der Blüthenstände führe ich hier indessen nur die gewöhnlicheren auf, für welche die beschreibende Botanik bereits eine Nomenklatur besitzt[1]).

A) Racemöse (monopodiale) Inflorescenzen im weitesten Sinne des Worts kommen dadurch zu Stande, dass eine und dieselbe Axe als Hauptaxe oder Spindel des Verzweigungssystems nach einander mehr oder minder zahlreiche Seitensprosse in acropetaler Ordnung erzeugt, deren Entwickelungsfähigkeit geringer oder doch nicht grösser ist als diejenige des über ihrer Insertion liegenden Theils der Hautaxe.

a) Aehrige Blüthenstände entstehen dann, wenn die Seitenaxen erster Ordnung sich nicht weiter verzweigen und sämmtlich Blüthenaxen sind; die Spindel endigt mit oder ohne Blüthe;

α) ährige Blüthenstände mit verlängerter Spindel:

1) Die Aehre (spica): Blüthen sitzend, Spindel dünn (z. B. das sog. Aehrchen der Gräser);

1) Vergl. die abweichenden Darstellungen in Ascherson's Flora der Provinz Brandenburg (Berlin 1864) und Hofmeister's allgemeiner Morphologie § 7.

2) Der Blüthenkolben (spadix): Blüthen sitzend, an einer dicken, fleischigen langen Spindel; meist von einem langen Scheidenblatt (spatha) umhüllt; die Deckblätter gewöhnlich nicht entwickelt (Aroideen).

3) Die Traube (racemus) mit langgestielten Blüthen (z. B. Cruciferen, hier ohne Deckblätter; Berberis, Menyanthus, Campanula mit Terminalblüthe an der Spindel).

β) ährige Blüthenstände mit verkürzter Spindel:

4) Das Blüthenköpfchen (capitulum): die verkürzte Spindel ist conisch, oder kuchenförmig, oder selbst napfartig ausgehöhlt und mit sitzenden Blüthen dicht besetzt; die Deckblätter fehlen nicht selten (Compositen, Dipsaceen u. a.).

5) Die einfache Dolde (umbellula): eine Rosette langgestielter Blüthen entspringt aus einer sehr verkürzten Spindel (z. B. Hedera Helix u. a.).

b) Rispige Blüthenstände entstehen dann, wenn die Seitenzweige erster Ordnung sich wieder verzweigen und Spindeln zweiter und höherer Ordnung entstehen; jede Axe kann mit Blüthe schliessen, oder nur die der letzten Ordnung thun es; gewöhnlich nimmt die Entwickelungsfähigkeit von unten nach oben an der Hauptspindel wie an den Seitenspindeln ab.

α) rispige Blüthenstände mit verlängerten Spindeln:

6) die echte Rispe (panicula): Spindeln und Blüthenstiele verlängert (Crambe, Weintraube).

7) aus Aehren zusammengesetzte Rispe: die verlängerten Seitenspindeln tragen sitzende Blüthen (Veratrum, Spiraea Aruncus u. a., die sogen. Aehre von Triticum, Secale).

β) Rispige Blüthenstände mit verkürzten Spindeln:

8) Zusammengezogene ährenförmige Rispe: an einer verlängerten Hauptspindel sitzen sehr kurze Seitenspindeln mit ihren Blüthen (hierher gehört die sogen. Aehre von Hordeum, Alopecurus u. s. w.).

9) Die zusammengesetzte Dolde (umbella) besteht aus einer sehr verkürzten Spindel, aus welcher eine dichtgedrängte Rosette meist lang gestielter Döldchen (vergl. 5) entspringt: ist die Dolde von einer Blattrosette umgeben, so wird diese als Involucrum, ist das Döldchen von einer solchen umgeben, so wird sie als Involucellum bezeichnet; beide können fehlen.

B) Cymöse Inflorescenzen[1]) entstehen durch Auszweigung unmittelbar unter der ...ten Blüthe derart, dass jeder subflorale Spross selbst mit Blüthe abschliesst, nachdem er ...en oder mehr subflorale Sprosse erzeugt hat, die auch wieder mit Blüthe abschliessen und ... System in ähnlicher Art fortsetzen; die Entwickelung jedes Seitensprosses ist also kräf...r als die seiner Mutteraxe oberhalb seiner Insertion (verg. 127 u. 128 auf. 156).

a) Cymöse Blüthenstände ohne eine Scheinaxe: unter jeder Blüthe der Inflorescenz entwickeln sich zwei oder mehr subflorale Sprosse mit Endblüthe, aus deren subfloralen Sprossen weiterer Ordnung sich das System fortbaut.

10) Die Spirre (anthela): an jeder mit Blüthe endigenden Axe bilden sich subflorale Sprosse in unbestimmter Zahl; die geförderten überragenden Seitensprosse entwickeln sich so, dass kein bestimmter Gesammtumriss der ganzen Inflorescenz zu Stande kommt: so z. B. bei Juncus lamprocarpus, tenuis, alpinus, Gerardi, Luzula nemorosa u. a.[2]) Die Anthela

1) Sie werden auch als centrifugale, die racemösen als centripetale Inflorescenzen be...net.

2) Vergl. die sorgfältige Darstellung Buchenau's in Jahrb. f. wiss. Bot. IV, p. 393 ff. und ...feln 28—30.

dieser Gattungen, sowie von Scirpus und Cyperus zeigt zahlreiche verschiedene Uebergangsformen zur Rispe und selbst zur Aehre, andrerseits aber auch zur Bildung cymöser Inflorescenzen mit Scheinaxe (z. B. Juncus bufonius); hierher rechne ich u. a. auch die Inflorescenz von Spiraea ulmaria.

11) Die cymöse Dolde (Doldencyma): unterhalb der ersten Blüthe entspringt ein Quirl dreier oder mehr gleichstarker Sprosse, die ihrerseits wieder unterhalb ihrer Endblüthe einen Quirl von Seitensprossen erzeugen, der sich ähnlich fortsetzt (vergl. Fig. 140 auf p. 174); das ganze System ist einer echten Dolde im Habitus ähnlich; sehr klare Beispiele bieten die Euphorbien, zumal E. helioscopia, E. Lathyris; diese Form der Cyma ist von der folgenden, den Dichasium nicht wesentlich verschieden, und häufig geht die cymöse Dolde in den höheren Sprossgenerationen zur dichasialen Verzweigung über, bei Periploca graeca z. B. sogar schon in in den ersten Auszweigungen.

12) Das Dichasium: jeder mit Blüthe endigende Spross der Inflorescenz erzeugt ein Paar opponirter oder doch fast opponirter Seitensprosse, die mit Blüthe schliessen, nachdem sie wieder ein Paar subfloraler Sprosse erzeugt haben u. s. w.; das ganze System scheint wie aus Gabelungen zusammengesetzt, zumal dann, wenn die älteren Blüthen bereits abgefallen sind; viele Sileneen, manche Euphorbien, Labiaten u. s, w.; das Dichasium geht gern in der ersten oder folgenden Generation von Seitensprossen zur sympodialen Ausbildung über.

b) Cymöse Blüthenstände mit einer Scheinaxe (sympodiale Inflorescenzen); es wird an jedem mit Blüthe schliessenden Spross immer nur ein subfloraler Seitenspross entwickelt, ein Verhalten, welches sich durch mehrere Sprossgenerationen wiederholt. Die unter den consecutiven Auszweigungen gelegenen Fussstücke der aus einander hervorgehenden Axengenerationen können sich mehr oder minder in eine Flucht legen und stärker verdicken als die Blüthenstiele (oberhalb der Verzweigung); auf diese Art kommt eine hin und her gebogene oder gerade Scheinaxe (Sympodium) zu Stande, an welcher die Blüthen scheinbar als seitliche Sprossungen hervortreten (vergl. p. 164 Fig. 128 *A*, *B*, *D*); ist das Sympodium deutlich ausgebildet, so ähnelt es einer Aehre oder Traube, von der es aber leicht zu unterscheiden ist, wenn Deckblätter vorhanden sind, denn diese sind dann den Blüthen scheinbar opponirt (Helianthemum); nicht selten aber auch durch Verschiebung anders gestellt (Sedum).

13) Die Schraubel (bostryx oder helicoide unipare Cyma) ist eine sympodiale Cyma, bei welcher die Mediane jedes folgenden das System fortbauenden Sprosses nach derselben Seite hin von der des vorigen abweicht, d. h. jeder neue Blüthenspross steht immer rechts oder immer links von der Mediane des vorigen (vergl. Fig. 128 *D*); so z. B. in den Hauptstrahlen der Inflorescenz von Hemerocallis fulva, flava, in den einzelnen selbst rispig angeordneten Inflorescenzen von Hypericum perforatum (Hofmeister).

14) Die Wickel (cicinnus, scorpioide unipare Cyma) entsteht, wenn die consecutiven Auszweigungen des Systems so erfolgen, das abwechselnd je ein Spross rechts, je einer links von der Mediane seines Muttersprosses auftritt (Fig. 128 *A*); so z. B. bei Helianthemum, Drosera, Scilla bifolia, Tradescandia (Hofmeister). Zu dieser Art monopodial angelegter Sympodien gehört auch die Inflorescenz der Echeverien; die erwachsene Wickel zeigt hier eine Scheinaxe, an der die Blüthen den Blättern gegenüberstehen; während der Gipfel der relativen Hauptaxe sich in ein

Blüthe verwandelt, entsteht in der Axel des subfloralen Blattes eine Seitenaxe; diese sich weiter entwickelnd bildet um 90° seitwärts ein neues Blatt und wandelt sich in eine Blüthe um, während in der Blattaxel eine die Entwickelung fortsetzende Seitenaxe hervorbricht; das an dieser entstehende Blatt steht wie das erste (Kraus).

Die Blüthenstände der Borragineen und Solaneen weichen in ihrer Entwickelung wie in ihrer äusseren Erscheinung von dem für die Abtheilung B b angenommenen Schema ab. Nachdem schon Kaufmann[1]) angegeben hatte, dass die Inflorescenzen mehrerer Borragineen durch wiederholte Dichotomie des Scheitels einer Axillarknospe entstehen, zeigte Kraus[2]), dass die blattlosen Inflorescenzen von Heliotropium und Myosotis wenigstens bei kräftigem Wuchs Monopodien sind: ein dickspatelförmiger Vegetationskegel entwickelt auf seiner Oberseite alternirend zwei Reihen von Blüthen; auf dieser Seite ist auch das Längenwachsthum der gemeinsamen Axe anfangs stärker, weshalb der jüngere Theil der Inflorenscenz nach unten spiralig eingerollt ist. Ein so entstehender Blüthenstand kann nach Obigem nicht als eine Wickel bezeichnet werden, er entspricht vielmehr einer Traube oder Aehre, deren Spindel nur auf der einen Seite Blüthen trägt. — Aus dichotomischer Verzweigung gehen dagegen die beblätterten Wickeln von Anchusa, Cerinthe, Borrago, Hyoscyamus hervor: ein an der mit Blüthe endigenden Hauptaxe stehendes Blatt trägt in seiner Axel einen anfänglich halbkugeligen Vegetationskegel; derselbe verbreitet sich parallel der Blattfläche und dichotomirt in dieser Richtung; der eine Gabelspross wird zur Blüthe, der antere bildet unter 90° gegen das vorige ein neues Blatt und über diesem eine Dichotomie wie vorher. Die Dichotomie-Ebenen kreuzen sich also unter 90°; es erklärt sich daraus, dass die Blätter stets zwischen sympodialer Axe und Blüthe stehen; schon mit und nach der zweiten Theilung beginnen laterale Verschiebungen der Blätter.

Zweifelhaft ist nach Kraus, ob die Sympodien aus dichotomischer oder seitlicher Sprossanlage entstehen bei Omphalodes und Solanum nigrum: an der Seite der zur Blüthe werdenden Hauptaxe tritt eine blattlose Seitenaxe hervor, die sich fortwährend verzweigt und abwechselnd den rechten und linken Spross zur Blüthe umbildet. Denselben Zweifel hegt Kraus für die schwachen Inflorescenzen von Myosotis und Heliotrotropium (s. oben).

ie schon aus dem Gesagten folgt, können innerhalb einer aus mehreren Sprossgenen aufgebauten Inflorescenz nicht nur verschiedene Formen einer Abtheilung, sondern 'ormen aus beiden Abtheilungen (A und B) auftreten und gemischte Inflorescenzen en; so kann z. B. eine Rispe in ihren letzten Auszweigungen Dichasien bilden (manche ı), ein dichasialer Blüthenstand kann Köpfchen tragen (Silphium) das Dichasium kann in seinen ersten oder in Seitenstrahlen höherer Ordnung in Schraubel oder Wickel hen (Caryophylleen, Malvaceen, Solaneen, Lineen, Cynanchum, Gagea, Hemerocollis v.). Im Allgemeinen ist die Form der Verzweigung im Blüthenstand von der des iven Stockes verschieden, nicht selten sprungweise von dieser in jene übergehend, aber auch durch Uebergangsformen der Zweigbildung vermittelt.

ɩ) Kaufmann, Botan. Zeitg. 1869, p. 886.

2) Kraus in den Sitzungsber. d. med.-phys. Societät in Erlangen, 5. Dec. 1870. Das T. auch nach brieflichen Mittheilungen von Kraus.

Die ältere Nomenclatur führt noch manche andere Blüthenstandnamen auf, wi Blüthenschwanz, Ebenstrauss u. a., die aber sämmtlich nur den Habitus oder Umriss des Systems bezeichnen, und bei wissenschaftlicher Beschreibung auf eine d Formen oder auf Combinationen derselben zurückzuführen sind.

2) Stellungsverhältnisse und Zahl der Blüthentheile. Wie die gungsformen innerhalb der Inflorescenzen meist von denen am vegetativen Stock ab so treten auch an dem die Blüthe darstellenden Spross bei den Angiospermen ge andere Blattstellungen auf als ausserhalb der Blüthe derselben Pflanze. Durch das des Scheitelwachsthums des Blumenbodens, seine starke Verbreiterung oder se höhlung vor und während der Anlage des Perianths und der Geschlechtsblätter, Entstehungsfolge und die Divergenz der letzteren beeinflusst. Da aber bei de ordentlichen Variation aller übrigen Formverhältnisse die wahre, oft schwer zu con Stellung der Blattgebilde der Blüthe verhältnissmässig nur wenig variirt, so ist ih niss für die Feststellung der Verwandtschaften, also für die Systematik oft vo Werth, zumal dann, wenn man gleichzeitig dem hier so häufig eintretenden Ab zelner Glieder, der Vermehrung derselben unter bestimmten Umständen, der Ve und Verwachsung Rechnung trägt.

Um die Darstellung derartiger Verhältnisse zu erleichtern, ist es nöthig, gew structionen und Bezeichnungen einzuführen.

Zunächst ist es wichtig, die Stellung sämmtlicher Blüthentheile zur Mutt Blüthensprosses zu bezeichnen; zu diesem Zweck nennt man die der Mutteraxe z Seite der Blüthe die hintere, die von jener abgewendete die vordere; denkt man eine von vorn nach hinten gerichtete Ebene (Längsschnitt) so gelegt, dass sie di axe und die Axe des Muttersprosses derselben in sich aufnimmt, so ist diess di (Medianebene, Medianschnitt) der Blüthe; durch sie wird die letztere in eine r eine linke Hälfte getheilt. Blattgebilde der Blüthe, sowie Samenknospen und l welche durch die Mediane der Länge nach halbirt werden, sind median gestellt hinten oder median vorn. — Denkt man ferner eine Ebene rechtwinkelig zur vori legt, dass sie ebenfalls die Axenlinie der Blüthe in sich aufnimmt, so kann sie a schnitt (Lateralebene) bezeichnet werden; sie theilt die Blüthe in eine vordere hintere Hälfte, und Blüthentheile, welche durch sie longitudinal halbirt werden, s links oder rechts gestellt. — Zwei Ebenen, welche die rechten Winkel zwischen de und Lateralebene halbiren, mögen Diagonalebenen und die von ihnen halbirten theile diagonalgestellte heissen. — Gewöhnlich finden sich Blattgebilde in den welche genau hinten oder vorn stehen, seltener sind schon genau rechts und lin genau diagonal stehende; gewöhnlich muss man noch andere Ausdrücke, wie schi schief vorn zu Hilfe nehmen.

Beachtet man ferner die Stellung der Blüthentheile unter sich, so sind diesel schon oben hervorgehoben wurde, entweder spiralig oder in Kreisen (cyclisc ordnet. —

Die spiraligen Blüthen sind verhältnissmässig selten und, wie es scheint, au Abtheilungen der Dicotylen (Ranunculaceen, Nymphaeaceen, Magnoliaceen, Caly beschränkt; sie können nach Braun als acyclische bezeichnet werden, wenn d gang von einer Blattformation zur anderen (von Kelch zu Corolle, von dieser zum ceum) nicht mit bestimmten Umläufen der Spirale zusammenfällt (Nymphaeaceen, H odorus); ist diess der Fall, so nennt sie Braun hemicyclische, ein Ausdruck, beibehalten werden kann, wenn einzelne Blattformationen wirklich cyclisch, die spiralig geordnet sind, wie z. B. bei Ranunculus, wo Kelch und Blumenkrone n nirende Quirle darstellen, auf welche die spiralig geordneten Geschlechtsblätter fo spiralig geordneten Blüthentheile sind zuweilen in geringer bestimmter, häufiger i und bestimmter Anzahl vorhanden.

Sind sie dagegen in Quirle gestellt, so ist nicht nur die Zahl dieser, sondern auch die Zahl der Glieder in jedem Quirl eine für die betreffende Pflanzenart bestimmte und in mehr oder minder umfangreichen Verwandtschaftskreisen constant. — Sind die Quirle einer Blüthe gleichzählig und so über einander gestellt, dass die zu verschiedenen Quirlen gehörigen Glieder über einander, also in Orthostichen stehen, so nenne ich sie mit Payer superponirt (statt opponirt, wie es meist geschieht); sind Stamina dem Kelch oder der Corolle superponirt, so werden sie als episepale und resp. epipetale bezeichnet; fallen die Glieder eines Quirls zwischen die Medianen der Glieder eines nächst höheren oder nächst tieferen, so sind die Quirle alternirend, und Braun nennt Blüthen mit lauter gleichzähligen und alternirenden Quirlen eucyclische. Es kommt jedoch auch vor, dass zwischen den Gliedern eines bereits vorhandenen Quirls noch neue gleichartige Glieder nachträglich entstehen, wie z. B. fünf spätere Staubfäden zwischen den fünf früheren bei Dictamnus Fraxinella (Fig. 357) und wahrscheinlich bei vielen eucyclischen Blüthen mit 10 Staubfäden; solche in einen Quirl nachträglich eingeschobene Glieder mögen interponirte heissen. (Weiteres darüber s. unten).

Von der Betrachtung der Stellungsverhältnisse ist die der Zahl der Blüthentheile nicht zu trennen; bevor wir indessen auf diese näher eingehen, mag die Construction des Diagramms der Blüthen noch besprochen werden.

Das Blüthendiagramm wird, je nach der Absicht, der es dienen soll, verschieden construirt. Manche behandeln es als eine freiere Zeichnung eines wirklichen Querschnitts und verzeichnen darin nicht bloss die Zahl und Stellung, sondern annähernd auch die Form, Verwachsung, Grösse, Deckung u. s. w. der Blüthentheile; die so verfolgte Absicht wird aber offenbar am besten erreicht, wenn man von wirklich vorliegenden Querschnitten der

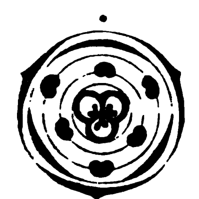


Fig. 375. Diagramm der Liliaceenblüthe.

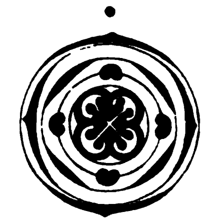


Fig. 376. Diagramm der Blüthe von Celastrus (nach Payer).



Fig. 377. Diagramm von Hypericum calycinum.

Blüthenknospe möglichst genaue Abbildungen fertigt, die dann allerdings Vieles enthalten, was für gewisse Betrachtungen als überflüssig erscheint. Kommt es aber darauf an, ausschliesslich die Zahl und Stellung der Blüthentheile so zu versinnlichen, dass die Vergleichung zahlreicher Blüthen in dieser Hinsicht möglichst erleichtert wird, so thut man am besten, alle anderen Verhältnisse zu ignoriren und sämmtliche Diagramme nach einem und demselben möglichst einfachen Schema so zu entwerfen, dass ausschliesslich die Zahlen- und Stellungsverhältnisse in ihren Verschiedenheiten hervortreten. Diesen Zweck ausschliesslich haben die im Folgenden mitgetheilten Diagramme, von denen die 375—377 einstweilen als Beispiele dienen mögen; sie sind nach der bereits p. 165 beschriebenen Regel construirt: der Punkt oberhalb des Diagramms giebt immer die Lage der Mutteraxe der Blüthe an, der abwärts gekehrte Theil ist also der vordere. Obgleich blosse Punkte zur Bezeichnung der Zahl und Stellung der Blüthentheile vollkommen hinreichen, wurden dennoch, um dem Auge die rasche Orientirung zu erleichtern, für die verschiedenen Blattformationen verschiedene Zeichen gewählt; die Blätter der Hülle sind durch Kreisbogen dargestellt, an denen des äusseren Kreises oder des Kelches eine Art Mittelrippe angedeutet, diess bloss zu dem Zweck, um sie auf den ersten Blick von den inneren unterscheiden zu können; das Zeichen für die Staubblätter ist einem Antherenquerschnitt ähnlich gewählt,

jedoch auf die Lage der Pollensäcke und auf ihre Oeffnung nach innen oder aussen keine Rücksicht genommen; sind verzweigte Staubblätter vorhanden, so ist dieses dadurch ausgedrückt, dass das Staubblattzeichen in Gruppen auftritt, wie in Fig. 377, wo die fünf Gruppen den fünf verzweigten Staubblättern entsprechen. Das Gynaeceum ist wie ein vereinfachter Querschnitt des Fruchtknotens behandelt, weil es so sich am leichtesten von den übrigen Theilen unterscheidet; die Punkte oder Knoten innerhalb der Fruchtknotenfächer bedeuten die Samenknospen, die aber nur in solchen Fällen angedeutet sind, wo ihre Stellung sich in so einfachem Schema wirklich ausdrücken liess. Auf Verwachsung, Grösse, Form der einzelnen Theile ist überall keine Rücksicht genommen. — Der Construction dieser Diagramme wurden z. Th. eigene sorgfältige Untersuchungen, meist aber die entwickelungsgeschichtlichen Studien Payer's (Organogénie), ferner Beschreibungen anderer Autoren (Döll, Eichler, Braun) zu Grunde gelegt.

Ich unterscheide zwischen dem empirischen und theoretischen Diagramm; das empirische giebt nur die Zahlen- und Stellungsverhältnisse so wieder, wie man sie in der Blüthe bei genauer Untersuchung unmittelbar findet; enthält das Diagramm aber auch die Bezeichnung der Orte, wo Glieder abortirt sind, was durch Entwickelungsgeschichte und durch Vergleichung mit verwandten Pflanzen zu constatiren ist, enthält es überhaupt Bezeichnungen von Verhältnissen, die nur durch theoretische Betrachtungen zu gewinnen sind, so nenne ich es ein theoretisches Diagramm. Zeigt sich nun bei der Vergleichung von zahlreichen Diagrammen, dass sie, obgleich empirisch verschieden, doch dasselbe theoretische Diagramm ergeben, so nenne ich dieses gemeinsame theoretische Diagramm den Typus (das typische Diagramm), nach welchem jene gebildet sind. Ich halte die sorgfältige Feststellung solcher Typen für eine wichtige Aufgabe, deren Lösung für die Systematik der Angiospermen sehr förderlich werden kann. — Ist der Typus einmal ermittelt, so kann man die theoretischen Diagramme, welche demselben entsprechen, als abgeleitete Formen behandeln, in welchen einzelne Glieder verschwunden oder durch eine Mehrzahl von Gliedern ersetzt sind. Stellt man sich auf den Boden der Descendenztheorie, so entspricht der Typus einer noch existirenden oder bereits verschwundenen Blüthenform, aus welcher die Blüthen mit abgeleiteten Diagrammen durch Degeneration (d. h. durch Abortus[1]) oder Vermehrung der Glieder) entstanden sind.

Einige Beispiele werden das Gesagte veranschaulichen. Die zwischen den Spelzen (Deckblatt und Vorblatt) sitzende Blüthe der Gräser lässt sich unter Annahme von Abortus verschiedener Theile aus dem durch Fig. 375 repräsentirten Blüthentypus, der selbst das empirische Diagramm der Liliaceen darstellt, ableiten, wie Fig. 378 zeigt; *A* zeigt das Diagramm von Bambusa, welches nur dadurch vom Typus abweicht, dass ihm der äussere Perigonkreis fehlt, was durch Punkte angedeutet ist; bei den meisten anderen Gräsern (*B*) fehlt aber ausserdem das hintere Blatt des inneren Perigons (welches letztere hier überhaupt nur in Form kleiner farbloser Schüppchen erscheint), der ganze innere Kreis der

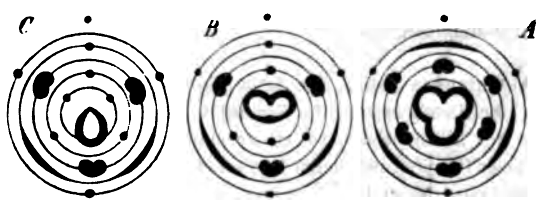


Fig. 378. Diagramm der Grasblüthen: *A* von Bambusa, *B* der meisten Gramineen, *C* von Nardus (nach Döll, Flora von Baden. I, p. 105 und 133).

1) Grade bei der Construction der Diagramme zeigt sich, dass die Annahme von Abortus auch da, wo die jüngsten Blüthenknospen keine Andeutung des verschwundenen Gliedes mehr zeigen, gerechtfertigt ist, wenn die Zahl und Stellung der vorhandenen Theile auf eine solche Annahme bestimmt hinweisen. Wer den Abortus in diesem Sinne nicht zugiebt, der dürfte auch nicht »Vermehrung«, Ersatz einzelner Glieder durch mehrere annehmen; beides hat nur vom Standpunkt der Descendenztheorie aus einen Sinn, dann aber einen sehr bestimmten.

Androeceums und endlich das vordere Carpell; bei Nardus (C) ist dagegen das letztere allein vorhanden; alle fehlenden Theile sind durch Punkte angedeutet, die Diagramme insofern also theoretische; lässt man die Punkte weg, so erhält man die empirischen Diagramme (die Zahl und Stellung der Carpelle ist hier aus Zahl und Stellung der Narben erschlossen).[1]

Wie die Gramineenblüthe lässt sich auch die der Orchideen, obgleich äusserlich so ausserordentlich von jener verschieden, aus dem in Fig. 375 dargestellten Typus ableiten, der, wie schon erwähnt, zugleich das empirische Diagramm der Liliaceen ist. Während bei den Gräsern vor Allem das Perigon verkümmert oder theilweise abortirt, ist es hier in beiden Kreisen corollinisch entwickelt und gleich der ganzen Blüthe zygomorph (monosymmetrisch s. unten) ausgebildet; von dem typisch aus zwei alternirenden dreigliedrigen Kreisen bestehenden Androeceum kommt bei den meisten Orchideen nur ein einziges Staubgefäss und zwar das vordere des äusseren Kreises zur Ausbildung (*A*), die anderen abortiren; von ihnen treten aber zuweilen in der jungen Knospe noch Andeutungen auf, wie bei Calanthe veratrifolia (nach Payer vergl. Fig. 363), wo wenigstens die zwei vorderen des inneren Kreises (nicht das hintere desselben) als kleine Höcker erscheinen, die aber bald wieder verschwinden; bei Cypripedium dagegen steht an Stelle des sonst fertilen Staubgefässes vorn in der Blüthe ein grosses Staminodium (Fig. 341), während die beiden seitlich vorderen Antheren des inneren Kreises sich fertil entwickeln (Fig. 379 (*B*); an Stelle dieser bei Cypripedium fruchtbaren Stamina finden sich bei Ophrydeen zwei kleine Staminodien neben dem Gynostemium (vergl. Fig. 387 *D. st*); bei Uropedium werden sogar alle drei inneren Staubgefässe ausgebildet (Döll). Die mit dem Androeceum zum Gynostemium verwachsenen Carpelle sind zwar unter sich verschieden ausgebildet, eine Differenz, die indessen am unterständigen Fruchtknoten meist nicht bemerklich wird und im Diagramm daher nicht angedeutet ist. Der Anfänger, der diese Verhältnisse nachuntersuchen will, hat zu beachten, dass der lange unterständige Fruchtknoten der meisten Orchideen zur Blüthezeit Torsionen erfährt, wodurch die Hinterseite der Blüthe nach vorn zu liegen kommt; Querschnitte auch von älteren Knospen zeigen jedoch die wahre Stellung der Blüthe zu ihrer Abstammungsaxe deutlich.

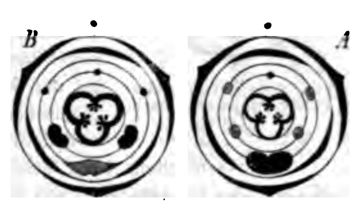


Fig. 379. Diagramme von Orchideen: *A* der gewöhnlichen Form, *B* von Cypripedium (vergl. Fig. 341 und Fig. 363); die Punkte bedeuten vollständig fehlende, die schraffirten Figuren angelegte, dann abortirte oder als Staminodien ausgebildete Stamina (vergl. den Text).

So wie die Orchideen und Gräser lassen sich nun die meisten Monocotylenblüthen aus einem Typus ableiten, der in den Liliaceen wirklich beobachtet wird und eine Blüthe darstellt, welche aus fünf alternirenden, dreigliedrigen Kreisen besteht, von denen die zwei äusseren die Hülle, die beiden folgenden das Androeceum, der letzte das Gynaeceum darstellt; doch kann auch dieses durch zwei Kreise vertreten sein und zuweilen findet statt des Abortus eine Vermehrung innerhalb einzelner Kreise dadurch statt, dass an Stelle eines Gliedes deren zwei treten (so z. B. bei Butomus Fig. 351).

Die Vermehrung der typischen Gliederzahl eines Blüthenkreises kann auf verschiedene Art eintreten, wie die folgenden Beispiele zeigen. Nach den ausführlichen Untersuchen Eichler's[2] lassen sich die Blüthen der Fumariaceen auf einen Typus zurückführen, in welchem sechs zweigliedrige, decussirte Paare vorhanden sind, nämlich:

---

1) Vergl. ferner Döll: Beiträge im 36. Jahresber. des Mannheimer Vereins f. Naturkunde 1870, wo eine wirklich pentacyclisch trimere Grasblüthe (bei Streptochaete) beschrieben ist.

2) A. W. Eichler: Ueber den Blüthenbau der Fumariaceen, Cruciferen und einiger Capparideen in Flora 1865, No. 28 bis 35 und 1869, p. 1. — Peyritsch: Ueber Bildungsabweichungen der Cruciferenblühten, Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. VIII, p. 117.

zwei median gestellte Kelchblätter,
zwei laterale untere (äussere) } Blumenblätter,
zwei mediane obere (innere) }
zwei laterale Staubblätter,
zwei mediane (stets abortirte) Staubblätter,
zwei laterale Fruchtblätter.

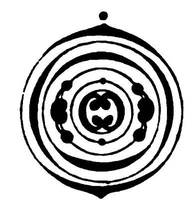
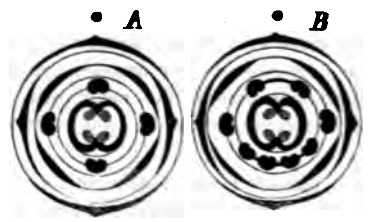


Fig. 380. Diagramm der Fumariaceenblüthe (nach Eichler).

Die beiden lateralen Staubblätter sind aber bei manchen Fumariaceen (Dicentra, Corydalis) durch zwei Gruppen von je drei Staubfäden vertreten; jede Gruppe besteht aus einem mittleren und zwei seitlich neben ihm befindlichen Staubfäden, jener hat eine vierfächerige (ganze) Anthere, diese tragen je eine zweifächerige (halbe), ein Verhalten, welches Eichler durch die Annahme erklärt, dass die seitlichen Staubfäden nur Stipulargebilde (also Verzweigungen aus der Basis) des mittleren sind; bei den Hypocoeen nimmt Eichler eine Verwachsung von je zwei gegenüberstehenden Stipularstaubfäden an, so dass ein scheinbar viergliedriger Staubblattquirl entsteht.

Nach demselben Autor lassen sich die Blüthen der Cruciferen und Cleomeen (eine Abtheilung der Capparideen) von einem Typus ableiten, der durch Fig. 381 *A* dargestellt ist und bei Cleome droserifolia, Arten von Lepidium, Senebiera, Capsella als empirisches Diagramm auftritt. Diese typische Blüthe besteht aus

zwei medianen unteren } Kelchblättern,
zwei lateralen oberen }
vier diagonal gestellten Corollenblättern in einem Kreis,
zwei lateralen unteren } Staubblättern.
zwei medianen oberen }
zwei lateralen Carpellen.



. 381. Diagramme von Capparideen: *A* Cleome droserifolia, *B* Polanisia graveolens (nach Eichler).

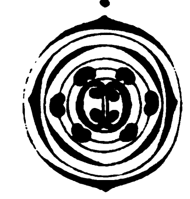


Fig. 382. Diagramm der Cruciferenblüthe.

Abweichungen von diesem Typus werden nun dadurch hervorgebracht, dass an Stelle je eines der oberen (inneren) Staubfäden deren zwei oder mehr auftreten, bei den Cruciferen meist zwei (Fig. 282), bei den Cleomeen bald zwei, bald mehr (Fig. 381 *B*). Ein derartiger Ersatz eines Staubfadens durch zwei oder mehrere wird von Payer als Dedoublement, von Eichler u. A. als collaterale Chorise bezeichnet und scheint als eine sehr frühzeitig eintretende Verzweigung betrachtet werden zu können; darauf weist in diesem Falle z. B. die Thatsache hin, dass bei Atelanthera (einer Crucifere) die medianen Staubblätter nur ge-spalten, die beiden Hälftenpaare mit halben Antheren versehen sind, während bei Cr[illegible] jeder der vier inneren Staubfäden einen sterilen seitlichen Zweig treibt, was als Beg[illegible] einer noch weiteren Vermehrung der Staubblätter gedeutet werden könnte, die bei [illegible] Crucifere Megacarpaea wie bei vielen Cleomeen wirklich vorkommt. Mag indessen die Ve[illegible] mehrung der typischen Zweizahl des inneren Staubblattkreises mechanisch und entwick-lungsgeschichtlich auch noch dunkel sein, so scheint doch gewiss, dass gerade die Unbe-ständigkeit der Gliederzahl dieses Androeceumquirls darauf hinweist, dass bei den Cru[illegible]

ı und Cleomeen in diesem Theil der Blüthe eine Abweichung von der ursprünglichen chen Zweizahl eingetreten ist, während die anderen Blüthenkreise eine auffallende tanz bewahren; nur im Gynaeceum macht sich bei den Cruciferen Tetrapoma, Holar-m eine Abweichung darin geltend, dass ausser den beiden lateralen noch zwei me-: Carpelle auftreten, welche einen vierklappigen Fruchtknoten bilden.

Eine wesentlich andere Art der Vermehrung der typischen Gliederzahl eines Blüthen-es kann dadurch herbeigeführt werden, dass zwischen den bereits vorhandenen Glie- innerhalb der noch sehr jungen Knospe neue gleichartige Glieder auf derselben Zone Blumenbodens entstehen, dass also, wie es schon oben genannt wurde, neue Glieder ponirt werden. So fand ich es z. B. bei Dictamnus Fraxinella 363: im Diagramm Fig. 383 ist dieses Verhalten dadurch aus-ückt, dass die später auftretenden Staubblätter nicht schwarz lten sind wie die zuerst entstandenen, sondern nur schraffirt. den Abbildungen und Beschreibungen Payer's glaube ich schlies-zu dürfen, dass bei der nahe verwandten Ruta und den in den-n Verwandtschaftskreis gehörigen Familien der Oxalideen, phylleen, Geraniaceen derselbe Vorgang stattfindet, dass auch nachträglich fünf Staubfäden zwischen die schon angelegten eingeschaltet (interponirt) werden. Denkt man sich die fünf ponirten Staubfäden beseitigt, so bleibt eine regelmässig penta-: Blüthe mit vier fünfgliedrigen, alternirenden Kreisen übrig, wie ei den nahe verwandten Lineen und Balsamineen sich findet[1].

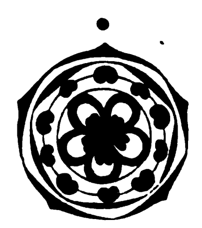


Fig. 383. Diagramm von Dictamnus Fraxinella (vergl. Fig. 363).

Blüthenformeln. Das Diagramm kann unter Umständen wenigstens zum Theil h einen aus Buchstaben und Zahlen zusammengesetzten Ausdruck ersetzt werden; in r solchen Blüthenformel lassen sich zwar die Stellungsverhältnisse nicht immer genau lrücken, sie hat aber den Vorzug, dass sie sich mit gewöhnlichen Typen drucken lässt, . was vielleicht höher anzuschlagen, sie ist einer weitgehenden Verallgemeinerung z. indem man die bestimmten Zahlen durch Buchstaben, als allgemeine Zahlenbezeich-gen ersetzt.

Die Construction und Anwendung derartiger Ausdrücke wird sich an einigen Beispielen it verständlich machen lassen[1].

Die Formel $K3C3A3+3G3$ entspricht dem Diagramm der Liliaceen Fig. 275 und bedeu-lso, dass jeder der beiden Hüllkreise, nämlich der äussere K und der innere C aus 3 dern besteht, dass sich das Androeceum A aus zwei dreigliedrigen Kreisen (3+3), das aeceum wieder nur aus einem solchen aufbaut; das Diagramm zeigt, dass diese drei-lrigen Kreise ohne Unterbrechung alterniren; da diess der gewöhnliche Fall bei Blüthen so wird es nicht besonders bezeichnet. — Die Formel $K3C3A3^2+3G+3$ giebt die enverhältnisse der Blüthe von Butomus umbellatus (Fig. 351); sie unterscheidet sich der vorigen dadurch, dass das Gynaeceum G aus zwei dreigliedrigen Kreisen von Car-n (3+3) besteht, und dass im Androeceum A die typischen drei Stamina des äusseren ses durch je zwei Stamina ersetzt sind, was durch 3^2 ausgedrückt ist. — Die Formel

---

Döll (Flora des Grhzth. Baden. III, p. 1175, 1177) und Andere nehmen an, es sei en Corolle und Fruchtknoten ein Kreis bei den Rutaceen, Oxalideen abortirt, eine An-, die von der Entwickelungsgeschichte nicht unterstützt und durch das oben Gesagte issig wird; den Abortus bloss desshalb zu fordern, weil gewisse Kreise nicht alterniren, ; mir zu weit zu gehen. Uebrigens dürften auch die 10 Staubgefässe der Epacrideen iodoraceen nicht zweien, sondern nur einem Kreis angehören, in welchem fünf früher ien und fünf interponirt werden (vergl. Payer: Organogénie, Taf. 118).

) Schon Griesebach (Grundriss der syst. Bot. Göttingen 1854) hat die Zahlenverhältnisse ithen in ähnlicher Weise bezeichnet, indem er die Zahlen der Quirlglieder einfach einander schrieb, auch Verwachsungen durch Striche andeutete.

$K0C3A3+3G3$ entspricht dem Diagramm der Blüthe von Bambusa (Fig. 378 *A*) und unterscheidet sich von den ersten nur durch den Partialausdruck $K0$, welcher bedeutet, dass der äussere Perigonkreis abortirt ist. — Die Zahlenverhältnisse der Orchideenblüthe Fig. 379 *A* würden sich durch die Formel $K3C3A\ddot{1}+0G3$ ausdrücken lassen, in welcher das Zeichen $A\ddot{1}+0$ bedeutst, dass der innere Kreis des Androeceums in allen Gliedern abortirt, dass dagegen im äusseren Kreise nur die beiden hinteren fehlschlagen, während das vordere äussere Stamen sich vollständig entwickelt; die Stellung der beiden Punkte über der Zahl 1 ($\ddot{1}$) soll bedeuten, dass die abortirenden Glieder die hinteren sind; wären es vorn stehende Glieder, so würde man die Punkte unter die Zahl setzen wie in der Formel $K0C2A\underset{\cdot\cdot}{3}+0G2$, welche der gewöhnlichen Grasblüthe und dem Diagramm Fig. 378 *B* entspricht. — Die Formel $K2C2A2+2G2$ giebt die Zahlenverhältnisse der aus decussirten Paaren aufgebauten Blüthe von Majantemum bifolium, die Formel $K4C4A4+4G4$ oder auch $K5C5A5+5G5$ die Zahlenverhältnisse der aus vier- oder fünfgliedrigen Kreisen bestehenden von Paris quadrifolius wieder. Diese und die meisten anderen Formeln von Monocotylenblüthen lassen sich nun in einen allgemeinen Ausdruch

$$KnCnAn+nGn(+n)$$

vereinigen, welcher aussagt, dass die zu diesem Typus gehörigen Blüthen gewöhnlich aus fünf gleichzähligen, alternirenden Quirlen sich aufbauen, wovon zwei als Hüllkreise, zwei als Staminalkreise, gewöhnlich einer als Carpellkreis entwickelt; die Klammer $(+n)$ am Schluss der Formel bedeutet, dass zuweilen noch ein zweiter Carpellkreis vorkommt; die allgemeine Zahl n kann, wie die mitgetheilten Beispiele zeigen, den Werth 3 oder 2, oder 4, oder 5 haben; gewöhnlich ist $n = 3$. Tritt in einem Kreise eine beträchtliche Vermehrung der Gliederzahl ein, und ist diese Zahl, wie gewöhnlich in solchen Fällen, eine schwankende, so kann diess durch das Zeichen ∞ ausgedrückt werden; so ist z. B. für Alisma Plantago $K3C3A3+3G\infty$.

Es wurde schon erwäht, dass die Stellung der Kreise nicht weiter bezeichnet wird, wenn sie alterniren; tritt eine Abweichung von dieser Regel ein, so kann diess durch verabredete Zeichen mehr oder minder genau ausgedrückt werden; so würde z. B. in der Formel der Cruciferenblüthen (Fig. 382) $K2+2C\times4A2+2^2G2(+2)$ das Zeichen $C\times4$ bedeuten, dass den decussirten Paaren des Kelches die Corolle als viergliedriger Quirl folgt, dessen Glieder aber zu den vorigen diagonal gestellt sind; um die Superposition zweier auf einanderfolgender Quirle auszudrücken, könnte man einen senkrechten Strich hinter die Zahl des ersten setzen, z. B. $K5C5 \mid A5^{v}G5$; in dieser für Hypericum calycinum geltenden Formel würde $\mid A$ bedeuten, dass das Androeceum aus fünf verzweigten (5^{v}) Staubblättern besteht, welche den Gliedern der Corolle superponirt ($C5 \mid A$) sind; soll endlich angezeigt werden, dass zwischen die Glieder eines Quirls die eines zweiten auf gleicher Höhe interponirt sind, so könnte man die Zahl der neu hinzu kommenden Glieder einfach neben die des ursprünglichen Quirls setzen: also dem Diagramm Fig. 383 entsprechend $K5C5A5{\cdot}5G5$.

Bei den bisher aufgeführten Formeln wurden etwaige Verwachsungen nicht beachtet; man kann sie aber unter Umständen leicht durch verabredete Zeichen andeuten; so würde in der Formel für Convolvulus $K5\widehat{C5}A5\widehat{G2}$ die Bezeichnung $\widehat{C5}$ eine fünfgliedrige gamopetale Corolle, $\widehat{G2}$ einen zweigliedrigen (aus zwei Carpellen verwachsenen) Fruchtknoten bedeuten; in der Blüthenformel der Papilionaceen $\widehat{K5}C5\widehat{A5+4}+^{1}G1$ wurde dagegen der Ausdruck $\widehat{A4+4}+^{1}$ besagen, dass die fünf Stamina des äusseren und vier des inneren Kreises zu einer Röhre verwachsen sind, während das hintere des inneren Kreises frei bleibt[1]).

Die Art der Formelschreibung wird nach dem Zweck, den man eben verfolgt, verschieden ausfallen müssen; je mehr Beziehungen man ausdrücken will, desto complicirter wird die Formel werden, und man hat dann darauf zu achten, dass sie nicht etwa durch Ueberladung mit vielen Zeichen ihre Uebersichtlichkeit verliert.

---

1) Vergl. auch Rohrbach, Bot. Zeitg. 1870, p. 816 ff.

Die bisher mitgetheilten Formeln bezeichnen sämmtlich cyclische Blüthen; spiralig gestellte Blüthentheile könnte man durch ein vorgesetztes $\sim$ als solche kenntlich machen und ihrer Zahl auch den Divergenzbruch beifügen; so könnte z. B. die Formel $K\sim{}^2/_5 5 C\sim{}^3/_8 8 A\sim{}^8/_{21}\infty G\sim 3$ die Stellungs- und Zahlenverhältnisse von Aconitum nach Braun's Angaben ausdrücken und bedeuten, dass alle Blattformationen dieser Blüthe spiralig gestellt sind, und dass der Kelch aus 5 Blättern nach $^2/_5$ Divergenz, die Corolle aus 8 nach $^3/_8$ Divergenz, das Androeceum aus unbestimmt vielen Staubblättern nach $^8/_{21}$ Divergenz besteht; es würde aber auch genügen, das Zeichen der spiraligen Stellung, da es in allen Formationen wiederkehrt, nur einmal und vor die ganze Formel zu setzen, also:

$$\sim K^2/_5 5 \cdot C^3/_8 8 {}^8/_{21} A\infty G3.$$

Bei den cyclisch geordneten Blüthen ist die Angabe der Divergenz im Allgemeinen überflüssig, da die Glieder jedes Quirls gewöhnlich gleichzeitig entstehen und so gestellt sind, dass sie den Kreis in gleiche Theile theilen; entstehen sie ungleichzeitig nach einer bestimmten Divergenz im Kreise fortschreitend, wie die meisten drei- und fünfgliedrigen Kelche, so kann diess durch Angabe der Divergenz hinter der Gliederzahl angedeutet werden, z. B. bei den Lineen; $K5{}^2/_5 C5 A5 \widehat{G5}$; entstehen dagegen die Glieder eines Quirls von vorn nach hinten fortschreitend, so kann dies ein aufrechter Pfeil $\uparrow$ anzeigen; z. B. Papilionaceen $K5\uparrow C5\uparrow A5\uparrow + 5\uparrow G1$, entstehen sie von hinten nach vorn, so wird der Pfeil nach unten gerichtet; z. B. Reseda $Kn\downarrow Cn\downarrow Ap\downarrow + q\uparrow Gr$, wo wegen der Variabilität der Zahlen in den Kreisen Buchstaben gesetzt sind (vergl. Payer, organogénie und unten sub 3).

3) **Entstehungsfolge der Blüthentheile.** Wie an anderen Sprossaxen entstehen auch an der Axe des Blüthensprosses die Blattgebilde in acropetaler Ordnung unterhalb des fortwachsenden Scheitels; bei der Blüthenbildung ist es aber nicht selten, dass das Scheitelwachsthum der Axe erlischt oder doch sich sehr verlangsamt, während das Axengewebe (der Blüthenboden) noch an Umfang zunimmt und zugleich Querzonen intercalaren Längenwachsthum hervortreten. Unter solchen Umständen wird die acropetale Entwickelungsfolge gestört, und es können zwischen den schon gebildeten Blattkreisen neue eingeschaltet werden. Aber auch innerhalb desselben Blüthenkreises können die einzelnen Glieder in sehr verschiedener Reihenfolge auftreten, je nachdem die blattbildende Zone des Blüthenbodens ringsum gleichmässig sich verhält (bei polysymmetrischen Blüthen oder auf der Vorderseite oder Hinterseite in ihrer Entwickelung vorauseilt (besonders bei monosymmetrischen, zygomorphen Blüthen).

Bei den spiraligen Blüthen [1]) machen sich derartige Störungen der acropetalen Entwickelungsfolge um so weniger geltend, je zahlreicher die spiralig geordneten Glieder sind, und je länger das Scheitelwachsthum der Blüthenaxe andauert; die spiralig (schraubig) geordneten Glieder entstehen eines nach dem anderen in aufsteigender Ordnung; die Divergenz kann dabei constant bleiben oder sich ändern. So entstehen nach Payer bei den Ranunculaceen und Magnolien die Hüllblätter und Staubfäden zwar in continuirlicher Spirale, aber jeder Cyclus der letzteren ist aus einer grösseren Zahl von Gliedern gebildet als bei jener; bei Helleborus odorus z. B., wo alle Organe der Blüthe spiralig geordnet sind, enthält der corollinische Cyclus nur 13, jeder staminale 21 Glieder. Nach Braun ist bei Delphinium Consolida der Kelch ein Cyclus der $^2/_5$-Stellung [2]), dann erleidet die Divergenz eine kleine Aenderung, ohne aber von $^2/_5$ auffallend abzuweichen, der erste Cyclus dieser veränderten Stellung ist die Blumenkrone, die drei folgenden sind die Staubblätter, den Schluss macht ein Carpell; bei Nigella, Abtheilung Garidella, ist der erste $^2/_5$-Cyclus Kelch, der zweite die Blumenkrone, dann folgt eine etwas veränderte $^3/_8$-Stellung, von welcher die Staubblätter einen bis zwei Cyclen einnehmen, den Schluss machen drei bis vier Carpelle; bei Delphi-

---

1) Vergl. Payer; organogénie, p. 707 ff. und Braun: Jahrb. f. wiss. Bot.: über den Blüthenbau der Gattung Delphinium.

2) Man vergl. jedoch das unten über die nach $^1/_3$- und $^1/_5$-Divergenz entstehende Sepala und Petala.

nium, Abtheilung Delphinellum, ist der Kelch ein $^2/_5$-Cyclus, die Blumenkrone ein $^3/_8$-Cyclus, dann folgen zwei bis drei Cyclen einer Annäherungsstellung an $^3/_8$ als Staubblätter, die Spirale schliesst mit drei Carpellen; bei Delphinium, Abtheilung Staphisagria, und Aconitum ist der Kelch ein $^2/_5$-Cyclus, die Blumenkrone ein $^3/_8$-Cyclus, die Staubblätter stehen in ein bis zwei Cyclen $^8/_{21}$- oder der $^{13}/_{34}$-Divergenz; drei bis fünf, selten mehr Fruchtblätter machen den Schluss. Man hat bei diesen Stellungsverhältnissen zu beachten, dass die Glieder auf einander folgender Cyclen in Orthostichen stehen, wenn die Divergenz constant bleibt, dass die Orthostichen aber in schiefe Reihen übergehen, wenn sich die Divergenz um einen geringen Betrag ändert.

Bei cyclischen Blüthen hat man zunächst die Entstehungsfolge der Kreise unter sich und dann die Entstehung der Glieder innerhalb eines Kreises zu unterscheiden, obgleich beides thatsächlich eng zusammenhängt. Eine Störung der acropetalen Reihenfolge in der Entstehung der Kreise macht sich z. B. dann geltend, wenn die Carpelle bereits angelegt werden, bevor sämmtliche tiefer als sie stehende Staubblätter hervorgetreten sind (Rubus, Potentilla, Rosa)[1], oder wenn der Kelch erst nach dem Androeceum entsteht (Hypericum calycinum Hofmeister), oder wenn der Kelch erst nach der schon weit vorgeschrittenen Ausbildung der Corolle, selbst erst nach Anlage der Stamina und Carpelle bemerklich wird, wie bei den Compositen, Dipsaceen, Valerianeen, Rubiaceen.

Eine der merkwürdigsten Abweichungen von der allgemeinen Regel der Entwickelungsfolge der Blüthenkreise tritt bei den Primulaceen insofern auf, als bei ihnen oberhalb des Kelches fünf Protuberanzen (Primordien) auf dem Blüthenboden entstehen, aus deren jeder ein Stamen emporwächst; aus der Rückenseite (Unterseite) der Staminalbasis oder des Primordiums sprosst später je ein Corollenzipfel hervor. Pfeffer, der diese Entwickelungsfolge beobachtete (Jahrb. f. wiss. Bot. VII. p. 194) hält sie auch für die (fünfmännige) Hypericineen und für die Plumbagineen für wahrscheinlich; er deutet die Corollenzipfel also als dorsale Auswüchse der Staubblätter (rückenständige Ligulargebilde), wie wir deren z. B. an den Staubblättern der Asclepiadeen in Form caputzenförmiger Nectarien, bei Vorhandensein einer wirklichen Corolle vorfinden. Die Primulaceenblüthe wäre also ihrer Anlage nach apetal im morphologischen Sinne des Worts, da die Corolle nicht einen eigenen Blüthenkreis, sondern nur einen Auswuchs des Staminalkreises darstellt. — Bei anderen Dicotylenfamilien dagegen entstehen superponirte Corollen und Androeceen gesondert und in acropetaler Folge, so z. B. bei den Ampelideen, wahrscheinlich auch den Rhamneen, Santalaceen, Chenopodeen u. a.

Innerhalb eines Blüthenkreises können, zumal dann, wenn die Blüthen selbst sich später zygomorph ausbilden, die einzelnen Glieder nach und nach von vorn nach hinten oder umgekehrt fortschreitend entstehen; so entsteht z. B. bei den Papilionaceen das vordere mediane Kelchblatt zuerst, dann gleichzeitig rechts und links eines, endlich die beiden hinteren; auch bevor diese letzten hervortreten, entstehen die beiden vorderen Petala, auf welche nach hinten rechts und links fortschreitend die anderen drei folgen; ebenso wird auch das Androeceum (aus zwei fünfzähligen alternirenden Kreisen bestehend) von vorn nach hinten successive angelegt. Ueber die nahe verwandten Caesalpinieen vergl. Rohrbach bot. Zeitg. 1870 p. 826. Bei den Resedaceen (Reseda und Astrocarpus) dagegen entstehen die Petala, Stamina und Carpelle nach Payer von hinten anfangend, beiderseits fortschreitend nach vorn (vergl. p. 472. Fig. 487).

Wenn der Kelch aus Blattpaaren besteht, so bilden sich, wie Payer hervorhebt, die Sepala eines Paares gleichzeitig; ist der Kelch jedoch ein drei- oder fünfzähliger Kreis, so entstehen seine Glieder gewöhnlich nach einander und zwar der Divergenz $\frac{1}{2}$ oder resp. $\frac{2}{5}$ entsprechend. Die darauf folgenden Kreise (Corolle, Stamina, Carpelle) pflegen dann aber [illegible] als simultane Quirle

[1] Vergl. Hofmeister allgem. Morph. p. [illegible], wo auch die betreffenden Beobachtungen [illegible] zusammengestellt sind.

ıfzutretrn. Es mag hier darauf aufmerksam gemacht werden, dass die Entstehungsfolge ıch einer bestimmten Divergenz, z. B. 1/3 oder 2/5 von einem Punkte aus fortschreitend, an ch noch kein Beweis dafür ist, dass die Stellung eine spiralige sei[1]; sie kann dabei ebenso ıt ein Quirl sein; es hängt das eben davon ab, ob die betreffenden Blattgebilde auf gleicher öhe (in gleicher Distanz vom Blüthencentrum) oder nicht entstehen; ist jenes der Fall, so t es ein Quirl; wenn die Glieder jedoch in acropetaler Ordnung in verschiedenen Höhen em Blüthencentrum sich mit jedem Divergenzschritt nähernd) auftreten, so ist es eine ıiralige Anordnung; letzteres scheint bei vielen Kelchen wirklich der Fall zu sein, ob diess ›er immer da, wo die Sepala nach 1/3 oder 2/5 Divergenz entstehen, zutrifft, ist sehr aglich.

Hier sind nun auch die schon oben genannten Fälle nochmals hervorzuheben, wo zwi- hen den Gliedern eines Kreises auf gleicher Höhe mit diesen neue Glieder entstehen[2]. Bei ən Oxalideen, Geraniaceen, Rutaceen, Zygophyllen wird so ein ganzer fünfgliedriger Kreis wischen die schon vorhandenen Stamina interponirt; bei Peganum Harmala wird nach ayer sogar ein Kreis von 10 Staubfäden gebildet, die paarweise nicht zwischen den ersten ınf, sondern tiefer als diese, an den Basen der Petala entstehen; ob die später entstehenden tamina auf gleicher Höhe mit den ersten oder tiefer als diese hervortreten, richtet sich ffenbar danach, wo bei den Formveränderungen des wachsenden Blüthenbodens gerade nehr Raum frei wird. Eine noch weiter gehende Abweichung von dem gewöhnlichen Ver- ıalten findet sich bei den Acerineen, Hippocastaneen, Sapindaceen, wo nach Payer zuerst in fünfgliedriger Staminalwirtel alternirend mit der Corolle entsteht, in welchen dann nach- räglich ein unvollständiger Kreis von zwei bis vier Staubfäden auf gleicher Höhe einge- schaltet wird, wie die Abbildungen des genannten Autors zeigen. Bei Tropaeolum entstehen lagegen nach Payer und Rohrbach[3]) nach Anlage der Petala zunächst drei Stamina, zwischen lenen dann noch fünf neue auftreten, deren Entfernung vom Blüthencentrum aber eher grösser als die der drei primären ist.

4. Symmetrie der Blüthe. Wendet man die in der allgemeinen Morphologie p. 181 dargestellten Betrachtungen auf die Blüthensprosse an, so zeigt sich, dass bei ihnen viel häufiger als bei anderen Sprossen wirkliche Symmetrie und entschiedene Bilateralität vorkommt. Abweichend von dem laxen Sprachgebrauch vieler Botaniker verstehe ich auch hier unter symmetrischen Gebilden solche, die sich in Hälften theilen lassen, von denen die eine als genaues Spiegelbild der anderen erscheint; ist eine Blüthe nur durch eine einzige Ebene in dieser Art theilbar, so nenne ich sie einfach symmetrisch oder monosymmetrisch; lässt sie sich durch zwei oder mehr Schnitte jedesmal symmetrisch theilen, so heisst sie doppelt oder resp. mehrfach symmetrisch (polysymmetrisch) der schon von Braun ange- wendete glückliche Ausdruck »zygomorph« kann gleichzeitig für monosymmetrische und solche doppelt symmetrische Blüthen gelten, deren mediane Theilung ganz anders geformte Hälften ergiebt als die laterale Theilung (z. B. Dicentra). Regelmässig nenne ich eine polysymmetrische Blüthe nur dann, wenn die symmetrischen Hälften, welche die eine Thei- lung liefert, gleich oder sehr ähnlich sind den symmetrischen Hälften, welche jede andere Theilung liefert, oder was dasselbe bedeutet, wenn man durch zwei, drei oder mehr Längs- schnitte einer Blüthe in vier, sechs oder mehr gleiche oder ähnliche Ausschnitte (Sectoren) theilen kann.

Bei der genauen Bestimmung der Symmetrieverhältnisse einer Blüthe hat man zu- nächst zwischen den Stellungsverhältnissen, wie sie das Diagramm darstellt, und der

---

1) Vergl. die succedanen, echten Quirle der Charen u. Salvinien.

2) Vergl. darüber auch Pfeffer in Jahrb. f. wiss. Bot. VIII, p. 205.

3) Rohrbach (Bot. Zeitg. 1869, No. 50, 51) deutet indessen diese Beobachtungen anders, oben angedeutet ist; die gleiche oder selbst grössere Entfernung der späteren Staubfäden n Blüthencentrum beweist entschieden, dass hier eine von aussen nach innen fortschrei- de Entstehung in spiraliger Anordnung nicht angenommen werden kann.

Gesammtform der Blüthe, wie sie sich in der Ausbildung der Organe verwirklicht, zu unterscheiden.

Beachtet man zunächst nur die Stellungsverhältnisse, so leuchtet ein, dass diese in rein spiralig aufgebauten Blüthen niemals symmetrisch vertheilt sein können, dass aber in hemicyclischen wenigstens die cyclisch geordneten Glieder auch möglicherweise symmetrisch vertheilt sind. — Sind die Blüthentheile dagegen sämmtlich im Kreise geordnet, so sind sie auch gewöhnlich mono- oder polysymmetrisch auf dem Blüthenboden vertheilt; so ist z. B. das Diagramm Fig. 375 durch drei Ebenen, das Fig. 376 durch vier, das Fig. 377 durch fünf Ebenen symmetrisch theilbar und unregelmässig; dagegen lässt sich Fig. 378 *B* u. *C* ebenso wie Fig. 379 nur durch eine Ebene symmetrisch halbiren, und diese ist zugleich der Medianschnitt. Das Diagramm Fig. 380 lässt sich durch den Medianschnitt in zwei symmetrische Hälften zerlegen, die von denen, welche der Lateralschnitt liefert, verschieden sind[1]; das Diagramm ist zygomorph gleich denen in Fig. 378 *B*, *C* und in Fig. 379, diese aber sind einfach, jenes doppelt symmetrisch.



Fig. 384. Blüthe von Heracleum pubescens mit zygomorpher Corolle.

Die Symmetrie der fertigen entfalteten Blüthe hängt zwar gewöhnlich mit den Symmetrieverhältnissen des Diagramms (welches nur Zahl und Stellung der Theile repräsentirt) genetisch zusammen, wie z. B. aus Fig. 385 und 387 verglichen mit Fig. 379 *A* einleuchtet; insofern aber die Gesammtform der fertigen Blüthe wesentlich von den Umrissen, Dimensionen, Drehungen, Biegungen und Krümmungen der einzelnen Blüthentheile bestimmt wird, nehmen diese Momente auch auf die Symmetrieverhältnisse der entfalteten Blüthe vorwiegend Einfluss und zwar in dem Grade, dass selbst Blüthen mit spiralig gestellten Blattgebilden bezüglich ihrer Gesammtform monosymmetrisch zygomorph werden können, wie diess z. B. bei Aconitum und Delphinium in hohem Grade der Fall ist; es ist jedoch zu beachten, dass hier die zygomorphe Gesammtform vorwiegend oder ausschliesslich durch Kelch und Blumenkrone vermittelt wird, deren spiralige Anordnung vielleicht noch in Zweifel gezogen werden könnte, die aber jedenfalls auf einer so schmalen Zone des Blüthenbodens eingefügt sind, dass ihre Stellung einer cyclischen (verticillirten) gleichgeachtet werden kann. Ist dagegen die Blüthenaxe hinreichend verlängert, um die spiralige Anordnung als eine deutlich schraubig aufsteigende hervortreten zu lassen, wie im Perianth und Androeceum der Nymphaeen, im Androeceum und Gynaeceum der Magnolien, da scheint auch die spätere Ausbildung der Organe keine zygomorphe oder überhaupt irgend eine wirklich symmetrische Gesammtform zu ergeben.

Dagegen tritt die zygomorphe und monosymmetrische Gesammtform sehr häufig bei den Blüthen auf, deren Theile in Quirle geordnet sind. Sehr entschiedener Zygomorphismus ist nicht selten mit theilweisem oder völligem Abortus gewisser Glieder verbunden, wie bei Columnea (Fig. 385) und anderen Gesneraceen, wo das hintere Staubblatt sich in ein kleines Nectarium umwandelt, während es bei den Labiaten vollständig fehlt; noch viel weiter geht diess bei den Orchideen, wo von den sechs typischen Staubblättern nur das median

---

1) Der Anfänger kann sich diese Verhältnisse leichter klar machen, wenn er eine Spiegelplatte mit der glattgeschnittenen Kante senkrecht auf das Papier, die Figur des Diagramms durchschneidend aufstellt.

vordere äussere, oder zwei seitlich vordere innere zur Entwickelung kommen. Zuweilen wird die spätere monosymmetrische Gesammtform schon bei der ersten Anlage der Blüthentheile in der Entstehungsfolge derselben gewissermassen vorbereitet, insofern diese nicht gleichzeitig in einem Quirl und nicht nach einer bestimmten Divergenz im Kreise fortschreitend, sondern so angelegt werden, dass die Entwickelung mit einem vorderen oder einem hinteren Gliede beginnt und dann gleichzeitig rechts und links von der Mediane nach der entgegengesetzten Seite des Kreises fortschreitet, wie oben für die Papilionaceen einerseits, die Resedaceen andererseits bereits hervorgehoben wurde.

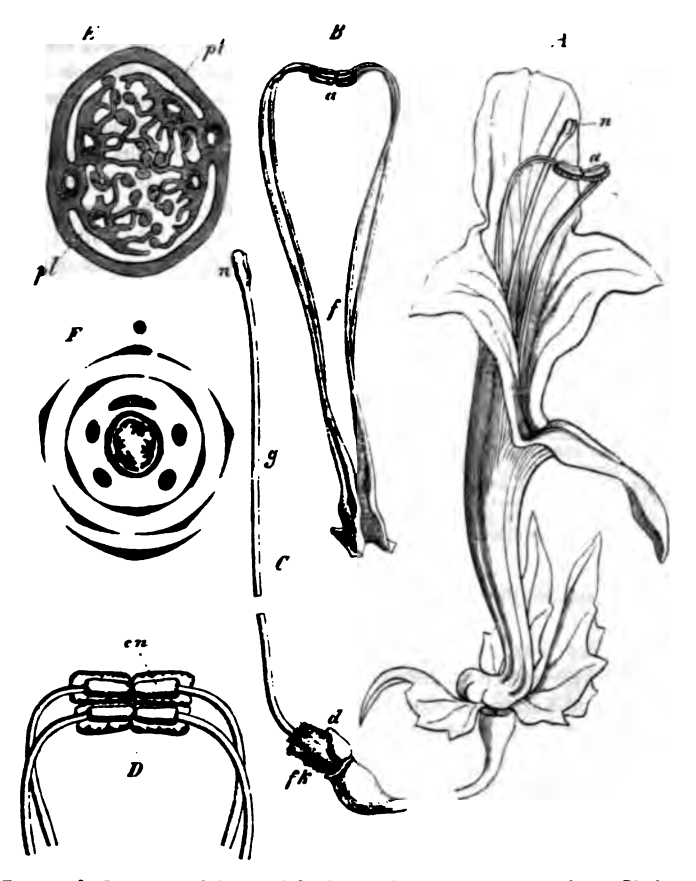


Fig. 385. Zygomorphe Blüthe von Columnea Schiedeana (einer Gesneracee): *A* Ganze Blüthe nach Wegnahme zweier Kelchblätter; *B* das Androeceum; *C* das Gynaeceum; *D* die verklebten Antheren vergrössert und von hinten gesehen; *E* Querschnitt des Fruchtknotens; *F* das Diagramm. — *a* Antheren, *n* Narbe, *g* Griffel, *fk* Fruchtknoten, *d* das Staminodium als Nectarium ausgebildet; *pl* die seitlich schiefen Placenten.

Bei den zygomorphen Blüthen der Fumariaceen ist das Diagramm (Fig. 380), wie schon hervorgehoben wurde, durch zwei Ebenen in verschiedener Weise symmetrisch theilbar: Vorder- und Hinterhälfte unter sich symmetrisch gleich, sind verschieden von rechter und linker Hälfte, die ebenfalls unter sich symmetrisch gleich sind; dem entsprechend verhält sich auch die Gesammtform der fertigen Blüthe bei Dicentra; bei Fumaria und Corydalis dagegen wird die rechte Seite von der linken abweichend ausgebildet, die eine erzeugt einen Sporn, die andere nicht, während Vorder- und Hinterseite symmetrisch bleiben; in in diesem Falle fällt also die Symmetrieebene mit dem Lateralschnitt zusammen; bei den

zygomorphen Blüthen mancher Solaneen schneiden sich Symmetrieebene und Mediane unter einem spitzen Winkel; die bei Weitem grösste Zahl der zygomorphen, monosymmetrischen Blüthen aber ist so ausgebildet, dass die Medianebene zugleich den symmetrisch theilenden Längsschnitt darstellt, so z. B. bei den Labiaten, Papilionaceen, Orchideen, Scitamineen, Delphinium, Aconitum, Lobeliaceen, Compositen u. a.[1] — Die zygomorphe Ausbildung findet sich vorwiegend bei den seitlichen Blüthen ährenförmiger und traubiger oder rispiger Blüthenstände, sie tritt aber auch in cymösen Inflorescenzen auf, wo alle Blüthen Endblüthen sind (Labiaten, Echium); es scheint, als ob die kräftige Entwickelung einer Hauptspindel des gesammten Blüthenstandes, gleichgiltig, ob die letzten Auszweigungen cymöse Partialinflorescenzen liefern oder nicht, oft entscheidend wäre für die zygomorphe Bildung der Blüthen, wie die Labiaten, Aesculus und Scitamineen zeigen; eine

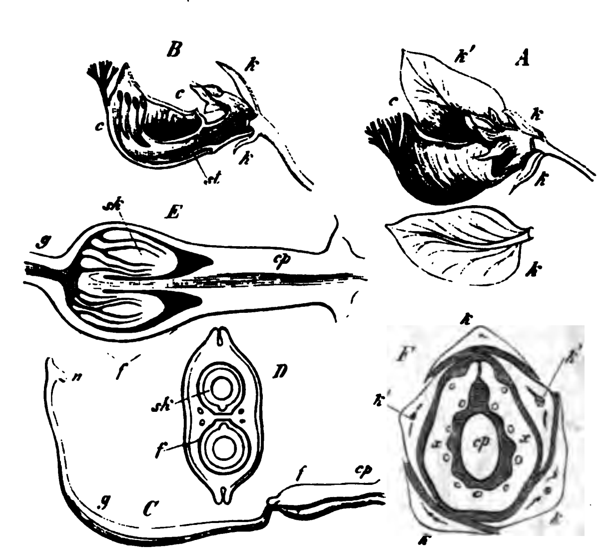


Fig. 366. Zygomorphe Blüthe von Polygala grandiflora: *A* ganze Blüthe von der Seite gesehen nach Wegnahme eines Kelchblattes *k*; *B* symmetrisch getheilte Blüthe ohne das Gynaeceum; *C* das vergr. Gynaeceum; *D* Querschnitt des Fruchtknotens; *E* medianer Längsschnitt desselben; *F* Querschnitt der Blüthe. — *k* Kelch, *c* Corolle, *st* Staubfadenröhre; *cp* Gynophorum; *f* der Fruchtknoten; *g* Griffel, *n* Narbe; *sk* Samenknospen; *xx* die aus den verwachsenen Corollen- und Staubblättern gebildete Röhre.

ähnliche Wirkung scheint die Bildung einer kräftigen Scheinaxe sympodialer Inflorescenzen zu üben (Echium).

5) Die Frucht der Angiospermen ist der in Folge der Befruchtung herangewachsene und physiologisch veränderte, die reifen Samen enthaltende Fruchtknoten. Oft fallen die Griffel und Narben ab (Cucurbita, Gräser u. v. a.); nicht selten gehen von den Samenknospen einzelne zu Grunde, die Zahl der Samen ist also geringer als die der Samenknospen; wenn sämmtliche Samenknospen eines oder mehrerer Fächer eines mehrfächerigen Fruchtknotens bei der Reife verschwinden, so wächst nur das fertile Fach weiter, die anderen werden theilweise oder ganz verdrängt und mehr oder minder unkenntlich, der mehrfächerige Fruchtknoten liefert also eine einfächerige, oft nur einsamige Frucht: so entsteht aus dem dreifächerigen, zwei Samenknospen in jedem Fach enthaltenen Fruchtknoten von Quercus eine einsamige, einfächerige Frucht, die Eichel; weniger vollständig ist die Verdrängung von zwei bis vier Fächern sammt ihren Samenknospen bei dem drei- bis fünffächerigen Fruchtknoten der Linde, deren Frucht meist einsamig ist.

Andrerseits erleiden auch Theile, die nicht zum Gynaeceum oder selbst nicht einmal zur Blüthe gehören, in Folge der Befruchtung Veränderungen; das ganze so entstandene Gebilde kann als eine Scheinfrucht bezeichnet werden, die also zusammengesetzt ist aus einer Frucht oder einer Mehrheit echter Früchte und den eigenthümlich ausgebildeten Theilen der Umgebung; so ist z. B. die Erdbeere eine Scheinfrucht, bei welcher der die echten

1) Man hat bei derartigen Beobachtungen auf Drehungen, wie am Fruchtknoten der ideen, am Blüthenstiel der Fumariaceen u. s. w. zu achten.

Früchte tragende Axentheil der Blüthe fleischig (pulpös) angeschwollen ist, während Hagebutte (Rosenfrucht) der urnenförmig ausgehöhlte Blüthenstiel (das Receptacue reifen Einzelfrüchte als rothe oder gelbe saftige Hülle umgiebt; in demselben Sinne ı der Apfel eine Scheinfrucht; die Maulbeere entsteht aus einer ganzen Blüthenähre, lie Perigonblätter jeder einzelnen Blüthe fleischig anschwellen und die kleine trockene umgeben; bei der Feige ist es der ausgehöhlte, auf der Innenseite mit Früchten be-stiel der ganzen Inflorescenz, der die Scheinfrucht darstellt.

ht man von der Definition, dass jeder uchtknoten eine Frucht darstellt, aus, ıen aus einer Blüthe mehrere Früchte en, wenn nämlich in der Blüthe mehrere ele monomere Fruchtknoten vorhanden oder was dasselbe bedeutet, wenn die eine polycarpische ist; man hat das vordene Gynaeceum in diesem Fall als multiplex bezeichnet, viel besser wäre ısdruck Syncarpium; so bilden z. B. inen Früchte einer Blüthe von Ranun- oder Clematis, die grösseren in einer von Paeonia oder Helleborus zusamn Syncarpium; auch die Brombeere ist ches, gebildet von zahlreichen pflaunlichen Früchten einer Blüthe; ebenso liesst das pulpöse Receptaculum der ıtte ein Syncarpium, dessen Einzel- hier aber trocken, nicht pulpös sind. ncarpium ist nicht zu verwechseln mit u einer Scheinfrucht umgebildeten Blüınd, wie ihn die bereits genannte Maul- und Feige, ebenso die Ananas und die frucht von Benthamia fragifera dar-

er einzige mehrfächerige Fruchtknoten Blüthe kann sich so umgestalten, dass ın zwei oder mehr samenhaltige Theile gehen, deren jeder scheinbar eine gete Frucht darstellt und als Mericarpium Theilfrucht zu bezeichnen ist; es kann Sonderung schon frühzeitig bei beginr Fruchtbildung eintreten, wie bei Troım, wo jedes Fach, einen Samen umssend, sich abrundet und von den anendlich als eine geschlossene Theilfrucht ennt, und bei den Borragineen und La-, wo jedes der beiden Carpelle zwei eine Auswölbungen erzeugt, die sich endlich er gesonderte, den Griffel umstehende rüchte (hier Clausen genannt) trennen. lie Sonderung findet erst durch Spaltung und Zerreissung gewisser Gewebeplatten der t bei voller Reife statt, wie bei den Umbelliferen und Acer, wo die Frucht durch theilung der Scheidewand in zwei einsamige Hälften (Mericarpien) zerfällt; die fünfige Frucht von Geranium spaltet sich in fünf einsamige Theilfrüchte.

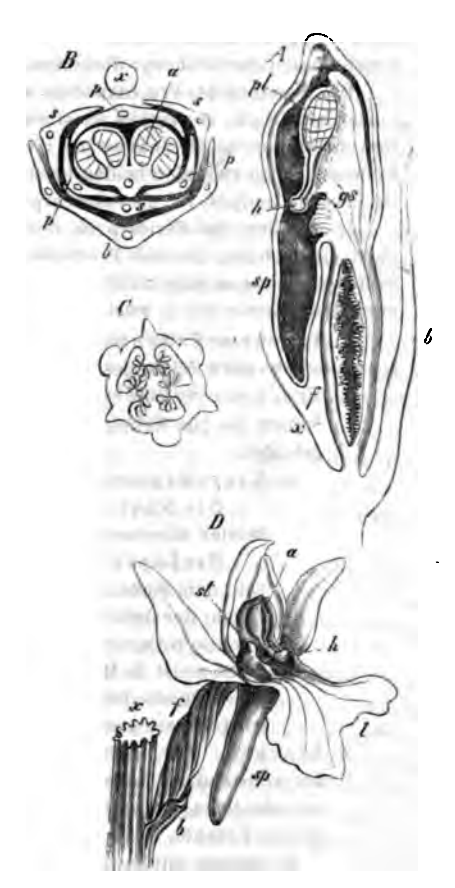


Fig. 387. Die zygomorphe Blüthe von Orchis maculata: *A* Knospe, median symmetrisch getheilt: *B* Querschnitt der Knospe: *C* Querschnitt des Fruchtknotens: *D* ganze Blüthe, völlig entwickelt, nach Wegnahme eines seitlichen Perigonblattes. — *x* die Mutteraxe der Blüthe, *b* Deckblatt, *s* äussere, *p* innere Perigonblätter, deren hinteres zum Labellum *l* wird; *a* die einzige Anthere; *st* Staminodien; *gs* Gynostemium: *pl* Pollinarium; *h* dessen Klebscheibe; *sp* Sporn des Labellum; *f* der unterständige in *D* gedrehte Fruchtknoten (vergl. das Diagramm Fig. 379).

Die echten einzelnen Früchte sind nun im Allgemeinen einfächerig oder mehrfächerig, je nachdem es der Fruchtknoten war; der einfächerige Fruchtknoten kann aber durch falsche Scheidewände (d. h. solche, die nicht als eingeschlagene Ränder der Carpelle zu betrachten sind) eine mehrfächerige Frucht liefern, deren Fächer entweder über oder neben einander liegen (z. B. die Gliederhülsen mancher Leguminosen und von Cassia fistula mit über einander liegenden, die zweifächerige Hülse von Astragalus mit zwei neben einander liegenden falschen Fächern); der mehrfächerige Fruchtknoten dagegen kann durch Verdrängung eines oder mehrerer Fächer eine einfächerige Frucht ergeben, wie bei der Eiche und Linde; die Eintheilung der Früchte in monomere und polymere lässt sich daher nicht wie bei den Fruchtknoten durchführen; diese Ausdrücke würden hier einen andern Sinn annehmen.

Die Wandung des Fruchtknotens wird später zur Fruchtwand: Pericarpium; wird dieses hinreichend dick, so lässt es meist zwei bis drei Schichten von verschieden ausgebildetem Gewebe erkennen; die äussere (oft nur die Epidermis) heisst dann das Epicarp, die innere Endocarp; liegt zwischen beiden noch eine dritte, so wird diese als Mesocarp, und im Falle sie fleischig (pulpös) ist, als Sarcocarp bezeichnet.

Je nachdem das Pericarp im reifen Zustand fleischige, saftige Schichten besitzt oder nicht, je nachdem die reife Frucht sich öffnet, um die von den Placenten sich ablösenden Samen zu entlassen oder nicht, kann man, an die hergebrachte Nomenclatur anknüpfend, zwei Hauptformen mit je zwei Unterformen von echten Früchten unterscheiden, nämlich:

A. Trockene Früchte: das Pericarp ist holzig oder lederartig zäh, der Zellsaft verschwindet aus allen Zellen desselben.

1) Trockene Schliessfrüchte: das Pericarp springt nicht auf, es umhüllt den Samen bis zur Keimung, die Samenschale ist dünn und hautartig, wenig ausgebildet.

a) Einsamige trockene Schliessfrüchte:

Die Nuss: das trockene Pericarp ist dick und hart, es besteht aus verholzten sklerenchymatischem Gewebe; z. B. die Haselnuss.

Caryopse oder Achaene: das trockene Pericarp ist dünn, lederartig zäh, dem Samen dicht anliegend, von der Samenschale trennbar oder nicht: Frucht der Gräser, Compositen, echte Castanie.

b) Zwei- oder mehrfächerige trockene Schliessfrüchte; sie zerfallen meist in Mericarpien, deren jedes einer Nuss oder einem Archaenium gleicht (Umbelliferen, Geraniaceen; bei Acer ist das Mericarpium geflügelt und wird Samara genannt).

2) Trockene Springfrüchte, Capseln: das Pericarp zerreist oder zerspringt bei vollständiger Reife und entlässt die Samen, die hier selbst mit einer kräftiger ausgebildeten, meist harten oder zähen Schale bekleidet sind; gewöhnlich mehrsamige Früchte.

a) Capseln mit longitudinaler Dehiscenz

Die Balgfrucht (folliculus) besteht aus einem Carpell, welches längs der verwachsenen, Samen tragenden Ränder (Sutur, Nath) aufspringt, wie bei Paeonia, Illicium anisatum; bei Asclepias löst sich auch die dicke Placenta ab.

Die Hülse (legumen) besteht ebenfalls aus einem Carpell, das aber nicht nur an der Sutur, sondern auch längs seiner Rückenlinie aufspringt und somit in zwei Längshälften spaltet (Phaseolus, Pisum).

Die Schote (siliqua) besteht aus zwei Carpellen, die mit einer Längsscheidewand eine zweifächerige Frucht bilden; die beiden Längshälften des Pericarps lösen sich von der stehen bleibenden Scheidewand ab (Brassica, Matthiola, Thlaspi und andere Cruciferen).

Die Capsel (capsula) im engeren Sinne entsteht aus einem einfächerigen polymeren oder einem mehrfächerigen Fruchtknoten und zerspaltet der Länge nach in zwei oder mehr Klappen (valvae), die entweder vom Scheitel

her nur zum Theil nach abwärts sich trennen (wie bei Cerastium) oder bis zur Basis aus einander weichen. Erfolgen die Längsrisse so, dass die Scheidewände selbst gespalten werden, so ist es eine Capsel mit septicider Dehiscenz (Colchicum); erfolgt die Spaltung dagegen in der Mitte zwischen je zwei Scheidewänden, so ist diess loculicide Dehiscenz (Tulipa, Hibiscus); in diesem Fall kann je eine ganze Scheidewand an der Mitte einer Klappe sitzen; bleibt dagegen ein Theil jeder Scheidewand oder bleiben die ganzen Scheidewände an einer mittelständigen (im letzten Fall geflügelten) Säule vereinigt, von der sich die Klappen ablösen, so nennt man den Vorgang die septifrage Dehiscenz (Rhododendron). — Ist die Capsel aus einem einfächerigen polymeren Fruchtknoten entstanden, so kann die Trennung der Klappen in den Suturen erfolgen (entsprechend der septiciden Dehiscenz), wie bei Gentiana, oder in der Mitte zwischen diesen (der loculiciden Dehiscenz entsprechend) wie bei Viola.

b) Capseln mit transversaler Dehiscenz.

Die Capsula circumscissa oder das Pyxidium öffnet sich durch Abtrennung eines oberen Theils des Pericarps, der wie ein Deckel abfällt, während der untere wie eine Urne auf dem Blüthenstiel stehen bleibt (Plantago, Hyoscyamus, Anagallis).

c) Als Porencapseln kann man solche Capseln bezeichnen, bei denen durch Ablösung kleiner Lappen an bestimmten Stellen des Pericarps Oeffnungen von geringem Umfang entstehen, aus denen die kleinen Samen durch den Wind herausgeschüttelt werden; so bei Papaver, Antirrhinum.

Saftige Früchte. Das Gewebe des Pericarps oder gewisse Schichten desselben n bis zur Reifezeit saftig oder nehmen eine pulpöse, mussartige Beschaffenheit an.

) Saftige Schliessfrüchte: das saftige Pericarp springt nicht auf, die Samen werden nicht entlassen.

Die Pflaume (Steinfrucht, drupa); innerhalb eines dünnen Epicarps liegt ein meist dickes Mesocarp von pulpöser Beschaffenheit; das Endocarp bildet eine harte dicke Schicht (den Stein) welche gewöhnlich nur einen weichschaligen Samen umschliesst (Pflaume, Kirsche, Pfirsich).

Die Beere (bacca): innerhalb eines mehr oder minder zähen oder harten Epicarps entwickelt sich das übrige Gewebe des Pericarps als saftige Pulpa, in welche die Samen, von fester oder selbst harter Schale umgeben, eingebettet liegen; die Beere unterscheidet sich von der Steinfrucht allgemein durch den Mangel eines harten Endocarps und ist gewöhnlich mehrsamig (Ribes, Kürbis, Granatapfel, Kartoffelbeere), zuweilen einsamig (Dattel). — Mit der Beere verwandt ist die Frucht der Citrusarten (das sog. hesperidium), deren Pericarp aus einer zähen festen Aussenschicht und einer markartigen Innenschicht besteht; aus der innersten Gewebeschicht der Wandung des mehrfächerigen Fruchtknotens entwickeln sich schon frühzeitig mehrzellige Protuberanzen, welche nach und nach als isolirte, aber dicht zusammengedrängte saftige Gewebelappen den Hohlraum der Fruchtfächer erfüllen und hier die Pulpa darstellen.

) Saftige Springfrüchte: das zwar saftige aber nicht pulpöse Pericarp springt auf und entlässt die Samen, deren Schale meist kräftig ausgebildet ist.

Als saftige Capseln könnte man solche Früchte bezeichnen, deren saftiges Pericarp sich klappig öffnet und die Samen entlässt, wie bei Aesculus, Balsamina.

Der Steinfrucht entspricht dagegen die Frucht von Juglans, deren äussere saftige Schicht abspringt, während ein steinhartes Endocarp den dünnschaligen Samen umgiebt. Mehr einer Beere ähnlich ist die Frucht von Nuphar, sie unterscheidet sich aber durch das Aufspringen der äusseren derberen Schicht

des Pericarps, wodurch bei Nuphar advena eine innere Auskleidung jedes Fruchtfaches frei wird, welche die Samen zunächst noch als ein auf dem Wasser heranschwimmender Sack enthält.

Die hier gegebene Aufzählung enthält übrigens nur die gewöhnlicheren Fruchtformen; viele andere passen nicht genau in eine der aufgestellten Kategorien und führen auch keine besonderen Namen.

6) Der reife Same hängt bezüglich seiner äusseren Beschaffenheit von der Ausbildung des Pericarps ab; die Samenschale wird im Allgemeinen um so dicker, härter und fester, je weicher die Fruchtwand ist, besonders aber dann, wenn diese aufspringt und die Samen ausgestreut werden; ist die Fruchtwand dagegen zähe, holzig, umschliesst sie den Samen bis zur Keimung (Caryopsen, Nüsse, Steinfrüchte, Mericarpien), so bleibt die Samenschale dünn und weich, ebenso wenn ein reichlich entwickeltes Endosperm sehr hart wird und den kleinen Embryo umschliesst (Dattel, Phytelephas u. a.). — Die Schale ausfallender Samen ist gewöhnlich mit einer deutlich differenzirten Epidermis bekleidet, von deren Configuration es abhängt, ob der Same glatt erscheint (Bohne, Erbse), oder verschiedene Sculpturen: Grübchen, Warzen, Leisten u. dgl. erkennen lässt (Datura, Hyoscyamus, Papaver, Nigella); nicht selten wachsen die Epidermiszellen zu Haaren aus, die Baumwolle besteht z. B. aus den langen Wollhaaren, welche die Samen von Gossypium bekleiden; in manchen Fällen entwickelt sich nur ein pinselförmiger Büschel langer Haare, wie bei Asclepias syriaca. Die Epidermiszellen mancher Samen (Plantago psyllium, arenaria, Cynops, Linum usitatissimum, Cydonia vulgaris) enthalten verschleimte Zellhautschichten, welche, mit Wasser stark aufquellend, heraustreten und den befeuchteten Samen in eine Schleimschicht einhüllen. Pericarpien, die sich nicht öffnen und kleine Samen umschliessen, nehmen nicht selten die Beschaffenheit an, die sonst der Schale ausfallender Samen zukommt, es ist diess besonders bei Achaenen und Caryopsen der Fall, die daher vom populären Sprachgebrauch auch als Samen bezeichnet werden: die Haarkronen, welche bei manchen ausfallenden Samen als Flugapparate für die Aussaat dienen, entwickeln sich bei manchen Caryopsen als Anhängsel des Pericarps (Pappus der Compositen, der eigentlich den oberständigen Kelch vertritt); die demselben Zweck entsprechenden Flügel, in welche die Schale mancher ausfallender Samen auswächst (sehr schön z. B. bei den Bignonien), kehren bei nicht ausfallenden am Pericarp wieder, wie bei Acer; die schleimbildende Epidermis der oben genannten auffallenden Samen kehrt an der Epidermis der Mericarpien von Salvia und anderen Labiaten wieder u. s. w. Diese und zahlreiche andere Verhältnisse beweisen, dass es bei der Ausbildung der Pericarpien sowohl wie der Samenschalen wesentlich nur darauf ankommt, Mittel zu schaffen, durch welche die Aussaat der Samen in mannigfaltigster Weise bewerkstelligt werden kann, wobei morphologisch ganz verschiedene Gebilde die gleiche, morphologisch gleichartige die verschiedenste poysiologische Ausbildung gewinnen. Eine ausführlichere Aufzählung ist daher auch mehr Gegenstand der Physiologie und Biologie, als der Morphologie und Systematik.

Zur Ergänzung der Nomenclatur ist schliesslich noch zu bemerken, dass man die am ausgefallenen Samen meist leicht kenntliche Stelle, wo er sich vom Funiculus abgelöst hat, als Nabel (hilus, umbilicus) bezeichnet. Häufig ist auch die Micropole noch kenntlich, sie liegt bei anatropen und campylotropen Samen dicht neben dem Hilus (Corydalis, Faba, Phaseolus), gewöhnlich als eine in der Mitte vertiefte Warze. Finden sich am Samen Auswüchse, wie bei Chelidonium majus, Asarum, Viola u. a. längs der Raphe, oder als Wulst die Mycropyle bedeckend, wie bei den Euphorbien, so werden diese crista, strophiola, caruncula genannt. Der Arillus, der als fleischiger saftiger Mantel die Basis des reifen Samens oder diesen ganz umhüllt und von der festen eigentlichen Samenschale sich leicht abhebt, wurde schon oben mehrfach erwähnt.

Classe 12.

Die Monocotyledonen.

1) Der Same enthält gewöhnlich ein stark entwickeltes Endosperm und inen verhältnissmässig kleinen Embryo, was besonders bei den grossen Samen Cocos, Phoenix, Phytelephas, Crinum u. a.) auffallend hervortritt; bei den Najadeen, Juncagineen, Alismaceen, Orchideen fehlt das Endosperm schon der Anlage nach, und bei den Scitamineen, wo es ebenfalls fehlt, ist es durch reichliches Perisperm ersetzt.

2) Der Embryo ist meist grade cylindrisch, zapfenförmig, zuweilen beträchtlich verlängert und dann auch spiralig gekrümmt (Potamogeton, Zanichellia); nicht selten ist er conisch oder umgekehrt conisch, durch beträchtliche Verdickung des Cotyledons am oberen Ende. Die Axe des Embryos ist gewöhnlich sehr kurz und im Verhältniss zum Cotyledonarblatt klein, bei den Helobien bildet dagegen der Axenkörper die Hauptmasse (embryo macropus). Am Hinterende der Axe sitzt die Anlage der Hauptwurzel, neben welcher bei den Gräsern noch zwei oder mehr seitliche Wurzeln angelegt sind, welche gleich der mittleren von einem Beutel umschlossen werden (Fig. 114); der Embryo der Gräser ist ausserdem durch das Scutellum ausgezeichnet, einen Auswuchs der Axe unterhalb des Cotyledonarblatts, welcher den ganzen Keim mantelartig umhüllt und auf der Rückseite, wo es dem Endosperm anliegt, eine schildförmige dicke Platte bildet. Bei den Orchideen, Apostasieen und Burmanniaceen ist der Embryo im reifen Samen noch ungegliedert, ein rundlicher Gewebekörper, an welchem erst bei der Keimung die Knospe sich bildet.

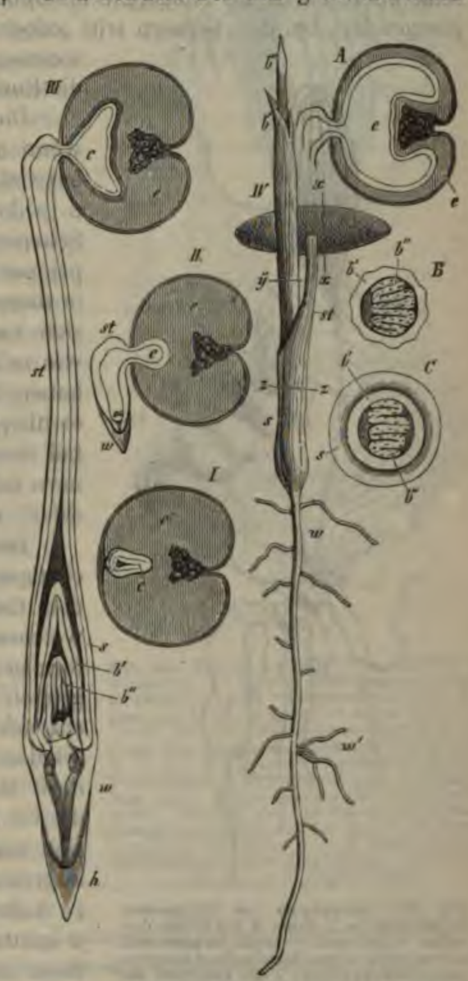


Fig. 388. Keimung von Phoenix dactylifera: *I* Querschnitt des ruhenden Samens; *II*, *III*, *IV* Keimungszustände, *IV* in natürlicher Grösse, *A* Querschnitt des Samens von *IV* bei *xx*, *B* Querschnitt von *IV* bei *xy*, *C* ebenso bei *zz*. *e* das hornige Endosperm; *s* Scheide des Cotyledonarblattes, *st* dessen Stiel, *c* Gipfeltheil desselben als Sauggorgan entwickelt, welches nach und nach das Endosperm aufsaugt und dessen Raum endlich einnimmt; *w* die Hauptwurzel, *w'* Nebenwurzeln; *b'*, *b''* die auf das Cotyledonarblatt folgenden Blätter, *b''* wird erstes Laubblatt, bei *B* und *C* dessen gefaltete Lamina im Querschnitt.

3) Die Keimung[1]) beginnt entweder sofort mit Verlängerung der Wurzeln, durch deren Austritt bei den Gräsern der sie umschliessende Beutel zerrissen

1) Vergl. Sachs, Bot. Zeitg. 1862 u. 1863.

wird und als Wurzelscheide (coleorrhiza) mit der Keimaxe in Verbindung bleibt (Fig. 113) oder, was der gewöhnlichere Fall ist, die untere Partie des Cotyledonarblattes streckt sich und schiebt das Wurzelende sammt der von der Cotyledonarscheide umhüllten Keimknospe aus dem Samen hinaus (Fig. 388), während seine obere Partie als Saugorgan im Endosperm stecken bleibt, bis dieses aufgesogen ist; bei den Gräsern tritt jedoch die ganze Knospe aus dem Samen, in welchem nur das Scutellum zurückbleibt um die Endospermstoffe dem Keim zuzuführen.

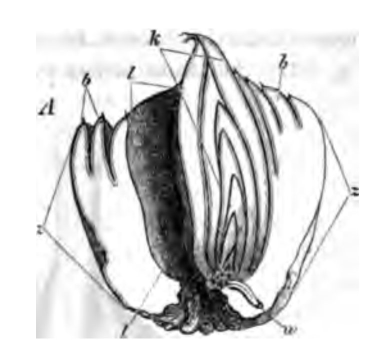
Die Hauptwurzel der Monocotylen, auch wenn sie sich während der Keimung kräftig entwickelt, wie bei den Palmen, Liliaceen, Zea u. a. hört bald zu wachsen auf; dafür treten Seitenwurzeln auf, welche aus der Axe entspringen und um so stärker sind, je höher sie in dieser sich bilden. Ein aus der Hauptwurzel sich entwickelndes dauerndes Wurzelsystem, wie es die Gymnospermen und viele Dicotylen haben, fehlt den Monocotylen; zuweilen kommt es überhaupt zu keiner Wurzelbildung, so z. B. bei manchen chlorophyllfreien Humusbewohnern unter den Orchideen (Epipogum, Corallorrhiza), die beständig wurzellos bleiben.

Fig. 389. Keimpflanze von Polygonatum multiflorum im 2. Jahr; *B* der Stamm derselben vergrössert. — *w* die Hauptwurzel, unverzweigt; *w'* aus dem Stamm *st* entspringende Seitenwurzeln; *l* das Laubblatt des 2. Jahres, *k* die Knospe; *c* die Insertionsnarbe des Cotyledonarblattes, 1 u. 2 die Insertionen de beiden ersten Scheidenblätter, welche dem Laubblatt *l* vorausgehen; *I*, *II* die darauf folgenden Scheidenblätter (Niederblätter) der Knospe bei *B* (vergl. Fig. 135).

Die Knospe des Embryos wird von einem einzigen, ersten, scheidenförmigen Blattgebilde, dem Cotyledon, meist vollständig umschlossen, welches sich entweder zu einem scheidenförmigen Niederblatt oder sofort zum ersten grünen Laubblatt der jungen Pflanze (Allium) entwickelt. Gewöhnlich ist innerhalb des Cotyledons noch ein zweites, zuweilen (Gräser) noch ein drittes und viertes Blatt vorhanden, die bei der Keimung aus der Cotyledonarscheide sich hervorschieben, indem sie an ihrer Basis intercalar fortwachsen; diese und die neu hinzu kommenden Blätter werden um so grösser, je später sie an der erstarkenden Axe auftreten. Diese bleibt während der Keimung meist sehr kurz, ohne deutlich erkennbare Internodien zu bilden (Allium, Palmen u. a.), oder sie streckt sich stärker und gliedert sich in deutliche Internodien (Zea und andere Gräser).

4) Die Erstarkung der Pflanze kann unter kräftigem Wachsthum der Keimaxe selbst fortschreiten, so dass diese schliesslich den Hauptstamm der erwachsenen und geschlechtreifen Pflanze darstellt; so z. B. bei den meisten Palmen, Aloëen, Zea u. s. w.; bleibt diese erstarkende Keimaxe sehr kurz, so kann hauptsächlich in die Dicke wachsen und einen Knollen (Fig. 389), oder wenn Blattbasen sich verdicken (Allium Cepa), einen Zwiebelkuchen bilden. Wenn

die Keimaxe selbst zum Hauptstamm erstarkt, mag sie aufrecht oder als Rhizom kriechend sich ausbilden, so nimmt sie zunächst die Form eines umgekehrten Kegels an, der je nach der Länge der Internodien gestreckt oder niedrig ist; es beruht diese Eigenschaft, welche die Monocotylen mit den Farnen gemein haben, auf dem Mangel des nachträglichen Dickenwachsthums; die zuerst gebildeten Stammglieder behalten ihren Umfang, während jedes folgende umfangreicher wird; die Stammquerschnitte sind also um so dicker, je näher sie dem Scheitel liegen; so lange diess fortgeht, ist der Stamm in der Erstarkung begriffen; eher oder später kommt aber eine Zeit, wo jedes Stammglied dieselbe Dicke annimmt wie die vorigen, dann wächst der Stamm cylindrisch, oder wenn er breit gedrückt ist (wie manche Rhizome), doch in gleichmässiger Stärke fort; ähnlich verhalten sich auch die Seitensprosse, wenn sie tief unten am Hauptstamm entspringen (Aloë u. a.). — Nicht selten aber geht der aus dem Keim entstandene primäre Spross bald zu Grunde, nachdem er Seitensprosse erzeugt hat, die sich kräftiger als er entwickeln, um dann auch ihrerseits die weitere Fortbildung auf neue Sprosse zu übertragen, die nun von Generation zu Generation dickere Axen, grössere Blätter, stärkere Wurzeln erzeugen, bis endlich auch hier ein statischer Zustand eintritt, wo jede folgende Sprossgeneration gleich kräftige Sprosse erzeugt. Bleiben dabei die Axenstücke der Sprosse unterhalb der Ursprungsstellen ihrer Tochtersprosse erhalten, so entstehen Sympodien, wie Fig. 135; oft geht dagegen jeder Spross, nachdem er einen Ersatzspross erzeugt hat, vollständig zu Grunde, so s. B. bei unseren einheimischen knollenbildenden Orchideen (Fig. 150), bei der Kaiserkrone (Fig. 390) und der Herbstzeitlose (Fig. 391) [1].



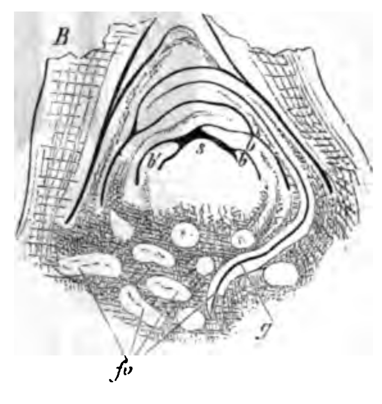


Fig. 390. Zwiebel von Fritillaria imperialis im November; *A* Längsschnitt der ganzen Zwiebel verkleinert; *zz* die verwachsenen unteren Partieen der Zwiebelschalen, *b b* deren freie obere Theile, dieselben umschliessen einen Hohlraum *l*, der den abgefaulten Blüthenstengel enthielt; in der Axel des innersten Zwiebelblattes ist die Ersatzknospe *k* für's nächste Jahr entstanden; ihre ersten Blätter werden die neue Zwiebel bilden, während sich ihr Stamm als Blüthenstengel entwickelt; aus der Axe dieser Knospe entspringt die Wurzel *w*. — *B* Längsschnitt der Scheitelregion der Ersatzknospe, *s* Stammscheitel, *b b' b''* jüngste Blätter.

5) Die normale Verzweigung der Monocotylen ist immer monopodial und meist axillär [2]; gewöhnlich entsteht in jeder Blattaxel eine Zweigknospe, die

1) Ausführliche Darstellungen dieser sehr mannigfaltig modificirten Wachsthumsverhältnisse findet man bei Irmisch: Knollen und Zwiebelgewächse (Berlin 1850) und: Biologie und Morphol. der Orchideen (Leipzig 1853).

2) Nach Magnus (Bot. Zeitg. 1869, p. 770) steht die Blüthe von Najas genau an Stelle des ersten Blattes am Zweig; nach p. 771 scheint es aber, als ob sie und der sie tragende Spross die Gabeln einer Dichotomie wären.

aber oft nicht zur Entfaltung gelangt, so dass die Zahl der sichtbaren Zweige oft viel kleiner ist als die der Blätter (Agaven, Aloë, Dracaenen, Palmen, viele Gräser u. a.). Zuweilen entstehen aber in einer Blattaxel mehrere Knospen und zwar, entsprechend der breiten Blattinsertion, neben einander, wie bei vielen Zwiebeln (Fig. 122); bei Musa stehen sogar zahlreiche Blüthen neben einander in der Axel

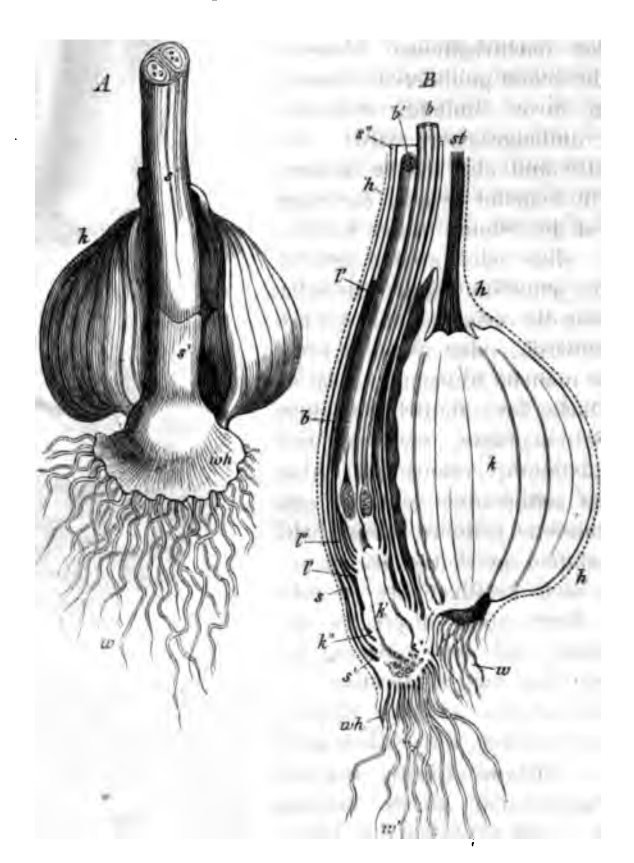


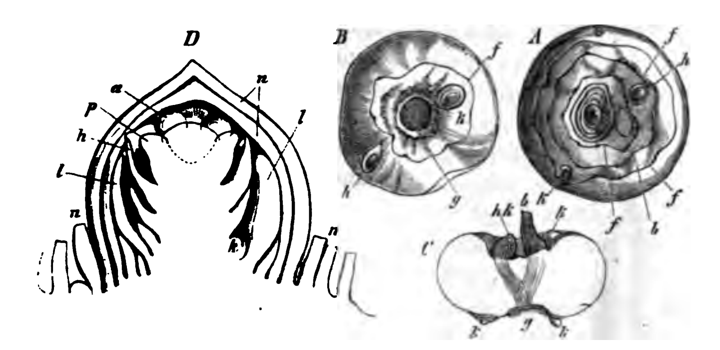
Fig. 391. Colchicum autumnale, die unterirdischen Theile einer blühenden Pflanze: *A* von vorn und aussen gesehen: *k* die Knolle, *s'* und *s''* Niederblätter, welche den Blüthenstengel umhüllen, *wh* dessen Basis, aus welcher die Wurzeln *w* hervortreten. *B* Längsschnitt des vorigen (Ebene des Schnitts senkrecht auf dem Papier); *hh* eine braune Haut, welche alle unterirdischen Theile der Pflanze umhüllt; *st* der vorjährige Blüthen- und Laubstengel, er ist abgestorben und nur seine zur Knolle *k* angeschwollene Basalportion noch als Reservestoffbehälter für die neue, jetzt eben blühende Pflanze vorhanden; die letztere ist ein Seitenspross aus der Basis der Knolle *k*, sie besteht aus der Axe, aus deren Basis die Wurzeln *w'* kommen und deren mittleres Stück *k'* im nächsten Jahr zur Knolle anschwillt, während die alte Knolle *k* schwindet; die Axe trägt die Scheidenblätter *s*, *s'*, *s''* die Laubblätter *l'*, *l''*; in den Axeln der obersten Laubblätter stehen die Blüthen *b*, *b'*, zwischen denen die Axe selbst frei endigt. Die Laubblätter sind zur Blüthezeit noch klein, sie treten im nächsten Frühjahr sammt den Früchten über die Erde hervor, das Axenstück *k'* schwillt alsdann zur neuen Knolle auf, an welcher sich die Axelknospe *k''* zur neuen blühbaren Pflanze entwickelt, während die Scheide des untersten Laubblattes zu der umhüllenden braunen Haut sich umbildet.

einer Bractee und bei Musa ensete sogar zwei Reihen über einander. Bei den Spadicifloren fehlen die Bracteen häufig genug[1]; die Blüthen stehen ohne Deckblatt an der Spindel der Inflorescenz, sie sind aber entschieden seitlichen Ursprungs; das Letztere gilt auch von der Verzweigung der Lemna, die überhaupt

1) Vergl. das bei den Dicotylen unter 5) Gesagte.

ıe vegetativen Blätter bildet; der Vegetationskörper besteht hier aus chloro-
llreichen scheibenförmigen oder dick anschwellenden Axenstücken, die seitlich
einander hervorsprossen und nur durch zarte Stiele zusammenhängen oder
ı bald trennen; die Verzweigungsebene fällt mit der Wasseroberfläche, auf
sie schwimmen, zusammen; jeder Spross erzeugt nur einen oder nur ein Paar
enständiger Seitensprosse, die Verzweigung ist daher entschieden cymös, sym-
ıial oder wie bei Lemna trisulca dichasial.

Ausser der Sprossbildung durch Verzweigung der Axe kommen aber zu-
len auch Adventivsprosse auf Blättern vor, die als Brutknospen fungiren; so
. bei Hyacinthus Pouzolsii und manchen Orchideen an den Blatträndern (nach
l: Flora p. 348); besondere Erwähnung verdienen die grossen und sehr regel-
ssig auftretenden Brutknospen von Atherurus ternatus (einer Aroidee), welche
der Grenze von Blattscheide und Stiel und an der Basis der Lamina sich finden.
kleinen Brutzwiebeln am oberirdischen Stengel von Lilium bulbiferum sind
egen normale Axelsprosse, und wahrscheinlich gilt dasselbe von denen im
thenstand mancher Alliumarten. — Adventivknospen aus Wurzeln werden bei
pactis microphylla von Hofmeister angegeben.



392. Crocus vernus: *A* der knollenförmige Stamm von oben gesehen, *B* von unten, *C* von der Seite im Längs-
nitt; man sieht die kreisförmig geschlossenen Insertionslinien der Niederblätter *f f f*, und die zu diesen Blät-
gehörigen Axillarknoten *k k*; (*b* die Basis des abgestorbenen Laub- und Blüthenstengels, neben ihm *hk* (in *C*)
Ersatzknospe, aus der eine neue Knolle und ein neuer Blüthenstengel entsteht. — Längsschnitt durch diese
atzknospe; *n n* deren Niederblätter, *l* Laubblätter, *h* Hochblatt, *p* Perigon, *a* die Antheren der Blüthe; *k* eine
Knospe in der Axel eines Laubblattes.

6) **Die Blätter** der Monocotylen sind selten quirlständig (Laubblätter von
odea, Hochblätter von Alisma); sehr häufig ist dagegen die zweireihig alterni-
nde Anordnung (Gramineen Irideen, Phormium, Clivia, Typha u. v. a.), die
tweder den ganzen Spross sammt seinen Nebensprossen beherrscht oder nur
fangs auftritt, um später in spiralige Stellungsverhältnisse überzugehen, die
hr häufig zur Bildung allseitig ausstrahlender Rosetten führen (Aloë, vergl.
170, Palmen, Agaven u. s. w.); viel seltener ist die $^1/_3$-Stellung, die bei man-
en Aloëarten, Carex, Pandanus u. a. vorkommt; auch spiralige Anordnungen
it Divergenzen kleiner als $^1/_3$ finden sich zuweilen, so z. B. bei Musa (Musa rubra
it Laubblättern nach $^3/_7$, Bracteen nach $^4/_{11}$: Braun) und Costus (Laubblätter
ch $^1/_4$ — $^1/_5$) u. a. — Die Axelsprosse der Monocotylen beginnen gewöhnlich mit
ıem der Mutteraxe anliegenden, ihr den Rücken zukehrenden, meist zweikieligen
rblatt; als ein solches ist z. B. auch die obere Spelze der Grasblüthe zu be-

trachten, die selbst ein Axelspross der unteren Spelze ist; bei zweizeilig alternirender Blattstellung der successiven Sprossgenerationen hat dieses Verhältniss zur Folge, das ein ganzes Sprosssystem bilateral, durch eine die Blätter halbirende Ebene theilbar wird (Potamogeton, Typha u. a.).

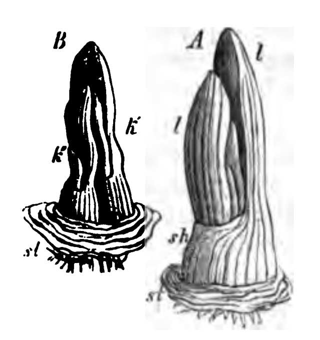


Fig. 393. Allium Cepa: Knospe im Inneren der Zwiebel, nach Wegnahme der Zwiebelschalen; *st* der breite kurze Stammtheil (Zwiebelkuchen), an dem die Zwiebelschalen inserirt sind; *A* zeigt bei *l* die Lamina, bei *sh* die noch kurze Scheide der Laubblätter; bei *B* sind die äusseren Blätter von *A* weggenommen, es kommt neben der Endknospe *k'* noch eine Axillarknospe *k''* zum Vorschein.

Die Insertion der Nieder- und Laubblätter, häufig auch der Hochblätter (z. B. der so häufig vorkommenden Spatha) ist gewöhnlich ganz oder zum grossen Theil stengelumfassend, der untere Theil des Blattes dem entsprechend scheidig, womit offenbar der Mangel der Stipulae, die bei den Dicotylen so häufig sind, zusammenhängt. Die Niederblätter und viele Hochblätter sind meist auf diesen Scheidentheil reducirt, der bei den Laubblättern meist unmittelbar in die grüne Lamina übergeht; bei den Scitamineen, Palmen, Aroideen u. a. entwickelt sich jedoch zwischen Lamina und Scheide ein verhältnissmässig dünner, langer Stiel. Wenn der Blattstiel fehlt und die Lamina von der Scheide scharf absetzt, so ist nicht selten an der Grenze beider eine Ligula vorhanden, wie bei den Gramineen und Allium Fig. 394.)

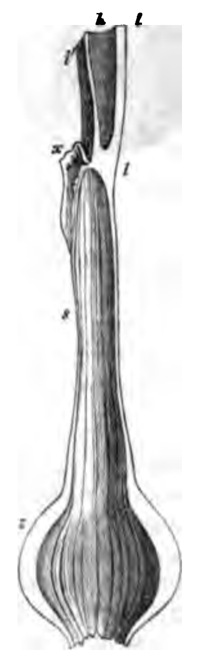


Fig. 394. Ein Blatt von Allium Cepa, der Länge nach halbirt; *z* die verdickte Basis der Scheide, die später nach dem Absterben der oberen Blatttheile als Zwiebelschale zurückbleibt; *s* der häutige Theil der Scheide, *l* die hohle Lamina; *h* Höhlung, *i'* Innenseite der Lamina; *x* die Ligula.

Die Lamina ist gewöhnlich ganzrandig und von sehr einfachem Umriss, häufig lang und schmal, bandförmig, selten rundlich scheibenförmig (Hydrocharis) oder herz- oder pfeilförmig (Sagittaria, manche Aroideen); Verzweigung der Lamina ist bei den Monocotylen eine ziemlich seltene Ausnahme; sie ist dann entweder durch breit verbundene Lappen angedeutet, oder seltener durch tiefe Theilung, wie bei manchen Aroideen (Amorphophallus Fig. 160, Atherurus, Sauromatum): die gefächerten und gefiederten Blätter der Palmen verdanken ihre Zertheilung nicht einer in früher Jugend statthabenden Auszweigung, sondern einer bei der Entfaltung eintretenden Zerreissung, welche durch Vertrocknung bestimmter Gewebestreifen innerhalb der ganzen, anfangs scharf gefalteten Lamina eingeleitet wird: auf wirklicher

rzweigung des Blattstiels scheint dagegen die Bildung der Ranken von Smilax beruhen.

Die Nervatur der Laubblätter weicht von der der meisten Dicotylen darin ab, ss die schwächeren Nerven auf der Unterseite des Blattes gewöhnlich nicht vorten, sondern im Mesophyll verlaufen; kleineren Laubblättern fehlt auch ein rspringender Mittelnerv, der aber bei den grossen gestielten der Spadicifloren d Scitamineen kräftig entwickelt und von zahlreichen Fibrovasalsträngen durchzen ist. Ist das Blatt bandförmig und breit inserirt, so laufen die Fibrovasaländge fast parallel neben einander hin, bei breiteren Blättern ohne deutlichen ttelnerven beschreiben sie von der Mittellinie zu den Rändern hin Bögen (Conllaria); ist aber ein starker Mittelnerv in breiter Lamina vorhanden, wie bei ısa u. a., so geben die in ihm verlaufenden Stränge dünne Bündel seitlich ab, e in grosser Zahl parallel zum Blattrand hin überlaufen; solche parallele querıfende Nerven sind zuweilen durch grade kurze Anastomosen zu einem gitterligen Netz verbunden (Alisma, Costus, Ouvirandra, bei welcher letzteren das sophyll in den Maschen fehlt); nur selten gehen von dem Mittelnerven vorringende Seitennerven ab, von welchen eine feinere netzförmige Nervatur entringt (manche Aroideen).

7) Die Blüthe der Monocotylen besteht gewöhnlich aus fünf alternirenden, ichgliedrigen Blattquirlen, nämlich einem äusseren und einem inneren Perigon, ıem äusseren und einem inneren Staubblattwirtel, und einem Carpellkreis, auf n nur in den polycarpischen Blüthen der Alismaceen und Juncagineen noch ein eiter folgt. Die typische allgemeinste Blüthenformel ist daher $KnCnAn+nGn(+n)$. ır bei den Hydrocharideen und einigen vereinzelten anderen Fällen wird die hl der Staubblattkreise vermehrt; wo sonst, wie bei Butomus, eine Steigerung r typischen Zahl der Staubblätter auftritt, da geschieht es ohne Vermehrung der iirle, durch Verdoppelung (Dédoublement Fig. 400 *A*).

Nur in vereinzelten Fällen, die sich in den verschiedensten Familien zerstreut den, ist die Gliederzahl der Kreise: 2 ($K2C2A2+2G2$ z. B. Majanthemum, ınche Enantioblasten) oder: 4, selbst 5 (Paris quadrifolius zuweilen, manche ontiaceen). Die gewöhnliche Gliederzahl der Kreise ist 3 und dem entsprechend typische Formel $K3C3A3+3G3(+3)$.

In der grossen Abtheilung der Liliifloren, bei manchen Spadicifloren, vielen antioblasten, Juncagineen und Alismaceen [1]) ist diese Blüthenformel unmittelbar ıpirisch gegeben; bei den meisten anderen fehlen einzelne Glieder oder Kreise, ren Abortus aber aus der Stellung der vorhandenen meist leicht zu erkennen . Bei den Scitamineen mit nur einer oder selbst nur einer halben Anthere g. 398, 399) fehlen die übrigen Glieder des Androeceums nicht oder nur zum eil, die vorhandenen sind in corollinische Staminodien umgewandelt. — Wie h die Blüthe der Gramineen und Orchideen auf den pentacyclisch trimeren pus zurückführen lässt, wurde schon oben angedeutet, die hier folgenden theoischen Diagramme werden dasselbe für einige der wichtigeren anderen Famin darthun.

---

1) Die zweigliedrige Blüthe von Potamogeton $K_2C_2A2+2G4$ vergl. Hegelmaier, bot. tg. 1870, p. 287) entspricht dem Schema nur insofern nicht ganz, als die vier Carpelle ichzeitig auftreten und zu den vorhergehenden Paaren diagonal gestellt sind.

Betrachtet man die pentacyclische Blüthe von der Formel *KnCnAn+nGn*(
als die typische der Monocotyledonen, so zeigt sich, dass die grosse Mehrzahl
Familen, deren Zahlenverhältnisse von diesem Typus abweichen, diess nu
sofern thun, als einzelne Glieder oder ganze Kreise fehlen, ohne dass dadurch

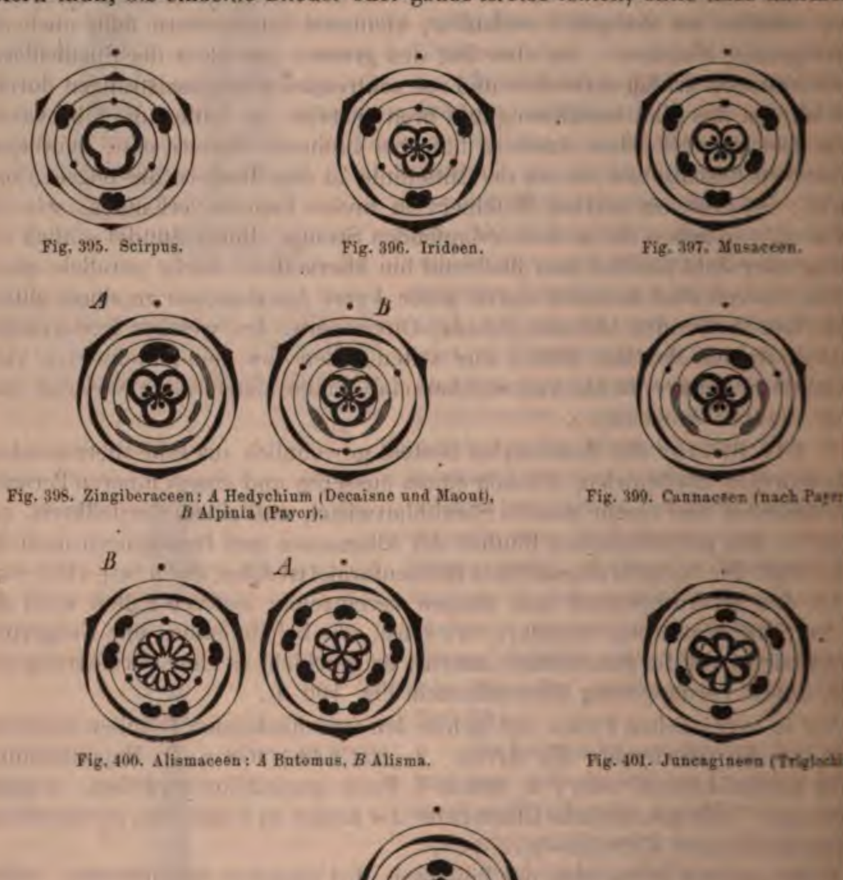


Fig. 395. Scirpus.

Fig. 396. Irideen.

Fig. 397. Musaceen.

Fig. 398. Zingiberaceen: *A* Hedychium (Decaisne und Maout), *B* Alpinia (Payer).

Fig. 399. Cannaceen (nach Payer

Fig. 400. Alismaceen: *A* Butomus, *B* Alisma.

Fig. 401. Juncagineen (Triglochin

Fig. 402. Gymnostachys (eine Aroidee nach Payer).

typischen Stellungsverhältnisse der vorhandenen gestört sind; der Abortus[1]
es daher in dieser Klasse ganz vorwiegend, durch dessen Wirkung die Mann
faltigkeit der Blüthenformen mit bestimmt wird; dem entsprechend sind u
den Monocotylen auch die Fälle nicht selten, wo der Abortus in dem Grade
sich greift, dass schliesslich von der ganzen Blüthe Nichts übrig bleibt als ein e
zelner, nackter Fruchtknoten oder ein einzelnes Staubgefäss, wie es bei den Ar

1) Vergl. das p. 200 und in der Einleitung zu den Angiospermen über den Abo
Gesagte.

ı vielfach vorkommt, bei denen eine derartige Deutung der Blüthenverhältnisse
h das Vorkommen wirklich typisch gebauter Blüthen und der verschiedensten
ergänge (durch nur partiellen Abortus veranlasst) erleichtert und nahe gelegt
l; vorwiegend sind es die kleinen, dicht gedrängt stehenden Blüthen, bei
n eine weitgehende Reduction der typischen Gliederzahl beobachtet wird
ıdicifloren, Glumifloren u. a.), während bei den grossen, mehr vereinzelt
enden Blüthen die Kreise meist vollzählig, selbst überzählig (Butomus, Hydro-
is) sind und Abweichungen vorwiegend darauf beruhen, dass an Stelle fertiler
bblätter Blumenblätter (corollinische Staminodien) sich bilden (Scitamineen).
Rücksicht auf den so weit gehenden Abortus in kleinen Blüthen kann es unter
tänden selbst zweifelhaft werden, ob man in einer Zusammenstellung von
ıbfäden und Carpellen eine einzelne Blüthe oder eine mehrblüthige durch
rtus vereinfachte Inflorescenz vor sich habe, wie z. B. bei Lemna.

Wenn die beiden Perigonkreise überhaupt entwickelt sind, so haben sie ge-
nlich gleichartige Structur; diese ist bei grossen Blüthen meist zart, corolli-
h, mit mangelnder oder bunter Färbung (Liliaceen, Orchideen u. a.), bei
ıen Blüthen dagegen derb, trocken, häutig (»spelzenartig«) wie bei den Jun-
en, Eriocauloneen u. a. Zuweilen ist indessen der äussere Perigonkreis grün,
ıartig, der innere grössere zart, corollinisch, (Canna, Alisma, Tradescantia);
den sehr kleinen und dichtgedrängten Blüthen der Glumaceen nehmen die
onblätter, soweit sie überhaupt vorhanden sind, die Form von Haaren (Fig.
oder kleiner häutiger Schüppchen an (Gräser).

Die Staubgefässe bestehen gewöhnlich aus einem fadenförmigen Filament und
vierfächerigen Anthere; doch kommen vielfache Abänderungen zumal in der
ı des Filaments und Connectivs vor. Zu den auffallendsten gehören die
linischen Staminodien der Cannaceen und Zingiberaceen. Dass die Blattnatur
Staubgefässe bei den Najadeen (zunächst Najas) nach den Angaben von Magnus
bei Typha nach Rohrbach wahrscheinlich eine Ausnahme erleidet, wurde
ı früher angedeutet. — Verzweigung der Staubblätter, die bei den Dicotylen
t vorkommt, fehlt bei den Monocotylen fast immer, was dem gewöhnlichen
el der Verzweigung auch der übrigen Blattformationen entspricht; wenn das
Payer's Angaben entworfene Diagramm der Cannablüthe (Fig. 399) richtig
o sind die corollinischen Staminodien verzweigt, bei Typha ist nach Rohrbach
der (axile) Staubfaden verzweigt.

Das Gynaeceum besteht gewöhnlich aus einem dreifächerigen Fruchtknoten:
ıer ist er einfacherig trimer; in beiden Fällen kann er oberständig oder unter-
lig sein; Letzteres nur bei grossblüthigen Pflanze (Hydrocharis, Irideen,
ryllideen, Scitamineen, Gynandrae). Die Bildung dreier oder mehrer mono-
r Fruchtknoten, also polycarpischer Blüthen, ist auf den Formenkreis der
gineen und Alismaceen beschränkt, bei denen zugleich die gewöhnliche Zahl
Glieder und Kreise des Gynaeceums überschritten wird (was an die Poly-
cae unter den Dicotylen erinnert).

Verwachsungen und Verschiebungen sind in der Blüthe der Monocotylen
so häufig und meist nicht so verwickelt wie bei den Dicotylen; zu den auf-
ndsten Erscheinungen dieser Art gehört die Bildung des Gynostemiums der
ideen, die Verwachsung der sechs gleichartigen Perigonblätter in eine Röhre
Hyacinthus, Convallaria, Colchicum u. a., die epipetale und episepale Stellung

der Stamina bei denselben Pflanzen und manchen anderen; die letztgenannt
Verhältnisse treten hier auch weit weniger constant in bestimmten Familien a
als bei den Dicotylen.

Am belaubten Hauptspross sind terminale Blüthen bei den Monocotylen se
selten (Tulipa), dagegen sind terminale Blüthenstände häufiger.

Die Gesammtform der Blüthe gewinnt besonders mit zunehmender Grö
derselben die Neigung zum Zygomorphismus, der oft nur schwach angedeutet i
bei den Scitamineen und Orchideen in höchster Ausbildung auftritt.

8) Die Samenknospen der Monocotylen entspringen gewöhnlich aus d
Carpellrändern, selten auf der Innenfläche der Carpelle (Butomus); durch U
wandlung des Endes der Blüthenaxe selbst entsteht die einzige gerade Sam
knospe bei Najas (nach Magnus) und Typha (nach Rohrbach); auf dem Boden d
einfächerigen Fruchtknötenhöhle stehen eine oder mehrere Samenknospen bei ma
chen Aroideen und bei Lemna. — Die vorherrschende Form ist die anatrope; b
den Scitamineen, Gräsern und sonst kommen auch campylotrope Samenkno
vor; atrop (aufrecht oder hängend) sind sie bei den Enantioblasten und einze
Aroideen. — Fast ausnahmslos ist der Knospenkern mit zwei Hüllen umgeb
(nicht bei Crinum).

9) Der Embryosack[1] bleibt bis zur Befruchtung gewöhnlich mit ei
Schicht des Kerngewebes umgeben; zuweilen wird die Kernwarze zerstört u
tritt der Embryosack hervor (Hemerocallis, Crocus, Gladiolus u. a.); andre
bleibt aber nicht selten gerade die Kernwarze als eine dem Scheitel des Embr
sackes bedeckende Gewebekappe erhalten (manche Aroideen und Liliaceen);
den Orchideen zerstört der wachsende Embryosack die ihn einhüllende Gew
schicht sammt der Kernwarze vollständig; dasselbe geschieht bei allen and
(endospermbildenden) Monocotylen nach der Befruchtung, und zuweilen g
dann der Embryosack sogar in das innere Integument zerstörend ein (A
odorans, Ophrydeen).

Bei der Mehrzahl der Monocotylen erfolgt rasch nach der Befruchtung
reichliche Entwickelung von Endospermzellen, die sich allerwärts im wan
digen Protoplasma frei und gleichzeitig bilden; liegen sie nahe beisammen,
schliessen sie bald zu einer Gewebeschicht, und während sie sich tangential th
entstehen neue Zellen durch freie Bildung auf der Innenseite der primären Sch
die sich ähnlich verhalten, bis endlich der Embryosack mit radialen (durch T
lung entstandenen) Zellreihen erfüllt ist. Enge Embryosäcke werden schon d
das Wachsthum der ersten frei entstandenen Endospermzellen gefüllt; zuw
bilden die im Wandbeleg entstandenen freien Zellen einen den Embryosack
füllenden losen Brei, der sich erst nachträglich zum Gewebe schliesst (Leuc
Gagea); der enge Embryosack von Pistia wird mit einer Reihe breiter sch
förmiger Zellen erfüllt, die wie Querfächer in ihm liegen und vielleicht d
Theilung des Sackes selbst entstehen. — Die Erfüllung nur eines Theils
Embryosackes mit Endosperm, das Leerbleiben des anderen kommt bei den A
deen vor.

---

1) Vergl. Hofmeister: Neue Beiträge Abhandlungen d. k. Sächs. Gesellsch. d.
1.).

Nach Erfüllung des Sackes wächst das Endosperm noch fort, während der me, den es erfüllt, an Umfang zunimmt; es wurde schon erwähnt, wie beichtlich dies Wachsthum bei Crinum ist.

Bei allen Endosperm bildenden Monocotylen schliesst sich dieses zu einem ntinuirlichen, den Embryo umhüllenden Gewebe, bevor dessen Wachsthum endigt ist; indem er sich vergrössert, wird daher ein Theil des ihn umgebenden dosperms wieder verdrängt; auf solcher Verdrängung beruht die seitliche Lage s Embryo der Gräser neben dem Endosperm und der Mangel des letzteren i manchen Aroideen; bei den anderen endospermfreien Monocotylen aber, den jadeen, Potamogetoneen, Juncagineen, Alismaceen, Cannaceen, Orchideen terbleibt die Endospermbildung ganz, oder es treten nur vorübergehende Vorreitungen dazu auf.

Ueber die erste Anlage des Embryo ist das in der Einleitung zu den Angioermen Gesagte zu vergleichen; die Hervorbildung der Knospe, des Scutellums i den Gräsern), der Wurzel aus dem ursprünglichen kleinzelligen Geweberper des Embryos ist noch vielfach zweifelhaft.

---

a) Bezüglich der Gewebebildung[1]) unterscheiden sich die Monocotylen von len Dicotylen und Gymnospermen vorwiegend durch den Verlauf der Fibrovasalstränge im tamm und durch den Mangel einer echten Cambiumschicht. Die gemeinsamen Stränge, us den breit inserirten Blättern zahlreich neben einander in den Stamm eintretend, dringen chief abwärts tief in diesen ein, um wieder auswärts biegend und absteigend sich weiter nten der Stammoberfläche zu nähern; an der tief im Stammgewebe liegenden Biegung ist ler gemeinsame Strang meist am dicksten und am vollständigsten ausgebildet; während der n's Blatt aufbiegende Schenkel nach oben, der Blattspurstrang oder absteigende Schenkel ach unten sich verdünnt und vereinfacht; ein Querschnitt des Stammes, der die verschielenen Blattspuren in verschiedenen Höhen ihres Verlaufs trifft, zeigt daher Bündel von verchiedenem Bau und Umfang; ein radialer Längsschnitt durch die Knospe oder durch ausebildete Stämme mit kurzen Internodien (Palmen, dicke Rhizome, Zwiebelkuchen u. s. w.) eigt, wie die aus verschiedenen Blättern absteigenden Stränge, deren Biegungen in verchiedenen Höhen liegen, sich in radialer Richtung kreuzen, indem die einen dort nach nnen biegen, wo die anderen bereits sich auswärts wenden. In langgestreckten Internodien, . B. denen der Grashalme, manchen Palmen (Calamus), den langen Schäften von Allium . s. w. verlaufen die Stränge nahezu parallel unter sich und mit der Oberfläche; die in dem nospenende auch solcher Stämme leicht kenntlichen Bugstellen und Kreuzungen der Stränge ind dann in den nicht gestreckten Querplatten zwischen je zwei Internodien (in den Knoten) orhanden, wo nicht selten ein Netzwerk horizontaler Stränge zwischen ihnen liegt (sehr eutlich bei Zea Mais).

Durch den angedeuteten Verlauf der Stränge ist die Scheidung des Grundgewebes des tammes in Mark und Rinde, in dem Sinne wie bei Coniferen und Dicotylen ausgeschlossen; as parenchymatische Grundgewebe erfüllt die Zwischenräume der meist zahlreichen tränge gleichmässig; doch tritt nicht selten eine Scheidung desselben in eine äussere, eripherische Schicht und eine innere Masse ein, indem sich zwischen beiden eine Gewebehicht bildet, deren Zellen eigenthümlich verdickt und verholzt sind (so z. B. in den meien dickeren Rhizomen, im hohlen Schaft von Allium u. s. w.).

[1]) Mohl: Bau des Palmenstammes in Vermischte Schriften, p. 129. — Nägeli: Beiträge iss. Bot. Heft I. — Millardet: mém. de la société imp. des sc. nat. de Cherbourg. T. XI.

Vermöge ihres nicht parallelen Verlaufs und ihrer zerstreuten Vertheilung auf den Querschnitt sind die Blattspurstränge im Stamm der Monocotylen ungeeignet, durch Cambiumüberbrückungen (Interfascicularcambium) zu einem geschlossenen Mantel zu verschmelzen, wie bei den anderen Phanerogamen; dem entsprechend fehlt ihnen auch die fortbildungsfähige Cambiumschicht zwischen Phloëm und Xylem; es sind geschlossene Stränge; mit Beendigung des Längenwachsthums eines Stammtheils verwandelt sich das ganze Gewebe der Stränge in Dauergewebe (vergl. z. B. Fig. 83), ein nachträgliches Dickenwachsthum findet daher gewöhnlich nicht statt; jeder einmal gebildete Stammtheil behält seinen Umfang, den er bereits innerhalb der Knospe, nahe am Stammscheitel, gewonnen hatte. Bei den Dracaenen, Aloen, Yucca (Liliaceen) beginnt jedoch weit entfernt von dem Knospenende des Stammes später ein erneutes Dickenwachsthum, welches selbst Jahrhunderte fortdauern kann und beträchtliche, wenn auch langsame Umfangszunahme bewirkt; dieses nachträgliche Dickenwachsthum findet aber in ganz anderer Weise statt, als bei den Gymnospermen und Dicotylen; eine der Stammoberfläche parallele Schicht des Grundgewebes nämlich verwandelt sich in Theilungsgewebe, welches beständig neue geschlossene Fibrovasalstränge und zwischen diesen parenchymatisches Dauergewebe erzeugt (Fig. 90); es wird so ein mehr oder minder deutlich geschichtetes Netzwerk dünner anastomosirender Stränge gebildet, deren Lagerung und Zusammenhang an verwitterten Stämmen, wo das die Zwischenräume erfüllende Parenchym verwest ist, leicht zu erkennen ist. Dieses Netzwerk von dicht gelagerten, geschlossenen Fibrovasalsträngen bildet nun eine Art secundären Holzes, das als Hohlcylinder den Raum umgiebt, in welchem die ursprünglichen Stränge des Stammes, die Blattspuren, vereinzelt und locker als lange Fäden verlaufen. Dem secundären Holzkörper der Coniferen und Dicotylen gleicht diese Verdickungsmasse der genannten baumförmigen Monocotylen darin, dass sie ganz dem Stamme angehört, in keiner genetischen Verbindung mit den Blättern steht, im Gegensatz zu den ursprünglichen gemeinsamen Strängen. — Eine Ausnahme von dem gewöhnlichen Bau der Monocotylen machen die submersen Wasserpflanzen (Hydrilleen, Potamogeton), bei denen nach Sanio[1] ein stammeigener axiler Strang im Stamm sich continuirlich verlängert, während die blatteigenen Stränge erst nachträglich sich mit ihm verbinden, ein Verhalten, das sich auch bei einigen dicotylen Wasserpflanzen wiederfindet und an die entsprechenden Vorgänge bei den Selaginellen erinnert.

---

b) Die systematische Aufzählung der Unterabtheilungen folgt hier nach dem System von A. Braun (in Flora der Provinz Brandenburg von Ascherson. Berlin 1864), mit der Abänderung jedoch, dass die dort aufgeführte Ordnung Helobiae in eine Reihe von Ordnungen aufgelöst, die folgenden Ordnungen in Reihen zusammengefasst wurden. Die kurzen Ordnungsdiagnosen sollen nur auf einige der systematisch wichtigeren Merkmale hinweisen, wobei die eingeklammerten Zahlen die Bezifferung derjenigen Familien bedeuten, denen innerhalb der Ordnung die genannten Merkmale fehlen oder zukommen. — Eine Charakteristik der einzelnen Familien der Monocotylen wäre in dem hier zu Gebote stehenden Raume wohl noch thunlich, da dasselbe Verfahren jedoch für die Classe der Dicotylen den Raum dieses Lehrbuchs weit überschreiten müsste, so mag der Gleichförmigkeit wegen auch hier die blosse Nennung der Familien genügen.

Reihe I. Helobiae.

Wasserpflanzen mit spärlichem oder ohne Endosperm, mit stark entwickelter hypocotyler Axe am Embryo (embryo macropus) und meist vom Typus der Monocotylen abweichenden Zahlenverhältnissen der Blüthe.

Ordnung 1. Centrospermen (benannt nach der centralen Stellung der Samen bei (1) und bei Najas). Blüthen unvollständig, sehr einfach, meist ohne Perigon: bei (1)

---

1) Sanio: Bot. Zeitg. 1864, p. 223 und 1865, p. 184.

ine Zusammenstellung von zwei Staubfäden mit einem einfächerigen Fruchtknoten (der ine bis sechs bodenständige Samenknospen enthält) umgeben von einer Scheide (Perigon der Spatha): Same mit wenig Endosperm; bei (2) einfächerige, gewöhnlich einsamige ruchtknoten. — Die Lemnaceen haben schwimmende, blattlose, verzweigte, kleine Vegetionskörper meist mit echten hinabhängenden Wurzeln; die Najadeen sind dünnstengelige, erzweigte, langblätterige submerse Pflanzen; diese Familie ist systematisch nicht definirbar nd sollte in mehrere gespalten werden. (Die Lemnaceen sind vielleicht den Aroideen nzureihen).

Familien: 1) Lemnaceen.
2) Najadeen.

Ordnung 2. Polycarpische. Blüthen pentacyclisch oder hexacyclisch (2, 3); reise bei (1) zweigliedrig decussirt, mit vier diagonal gestellten, monomeren Fruchtknoten, ei (3, 4) dreigliedrig, im Androeceum und Gynaeceum auch mehrgliedrig (vergl. p. 516); ynaeceum aus drei oder mehr monomeren Fruchtknoten bestehend; diese einsamig oder iehrsamig; ohne Endosperm. — Ausdauernde schwimmende Wasser- oder aufrechte Sumpfflanzen, mit grossen, gitternervigen oder langen schmalen (2) Blättern.

Familien: 1) Potamogetoneen,
2) Juncagineen,
3) Alismaceen.

Ordnung 3. Hydrocharideen. Blüthen diöcisch oder polygamisch, mit dreiliedrigen Kreisen, zwei Perigonkreise: Kelch und Corolle; männliche Blüthe: ein bis vier uchtbare Staubblattkreise, und innerhalb derselben mehrere Kreise von Staminodien; eibliche Blüthe mit unterständigem, dreitheiligem oder sechsfächerigem (3) Fruchtknoten, ielsamig; ohne Endosperm. — Ausdauernde, submerse oder schwimmende Wasserpflanzen it spiralständigen oder verticillirten (1) Blättern.

Familie: Hydrochariden mit den Abtheilungen:
1) Hydrilleen,
2) Vallisnerieen,
3) Stratioteen.

Reihe II. Micranthae.

Land- oder Sumpfpflanzen; die einzelnen Blüthen gewöhnlich sehr unscheinbar und lein, aber in reichblüthige Inflorescenzen zusammengestellt; fast immer auf den pentacyclisch trimeren oder binären Typus zurückführbar.

Ordnung 4. Spadicifloren. Blüthenstand ein Spadix oder eine Rispe mit dicken weigen (4), gewöhnlich von einer grossen, zuweilen corollinischen (1), Spatha umhüllt; ie Bracteen sind klein oder fehlen ganz; das Perigon ist niemals corollinisch, meist unheinbar oder ganz verkümmert (1—3); Geschlechter meist diclinisch, durch Abortus; die nmer oberständige Frucht oft sehr gross (2, 4), Same meist gross oder sehr gross und endoermreich; Keim klein, gerade. — In der Mehrzahl robuste, grosse Pflanzen, mit kräftiger, eist oberirdischer Stammbildung, grossen zahlreichen Laubblättern, die bei 1, 3, 4 breite, erzweigte oder scheinbar gefiederte oder fächerförmige Lamina, Stiel und Scheide besitzen, ei 2 ungestielt sehr lang und schmal sind.

Familien: 1) Aroideen,
2) Pandaneen,
3) Cyclantheen,
4) Palmen.

Ordnung 5. Glumaceen. Inflorescenz ährig oder rispig ohne Spatha; Blüthen ehr klein und unscheinbar, meist zwischen dicht gestellten trockenen Hochblättern (Glumen, pelzen) versteckt (2, 3); das Perigon fehlt oder ist durch haarartige Bildungen oder chüppchen ersetzt; eine oberständige, kleine, einsamige, trockene Schliessfrucht; Embryo ei (1) in der Axe des Endosperms und lang, bei 2) neben diesem und sehr klein, bei 3)

ebenfalls neben dem Endosperm, sehr ausgebildet und mit Scutellum. — Dauernde, unterirdische, gestreckte Rhizome, aufrechte oberirdische Sprosse mit langen dünnen Internodien und langen schmalen, zweireihigen oder dreireihigen (2) Laubblättern (Fam. 1 vielleicht besser in die 4. Ordnung).

Familien: 1) Typhaceen,
2) Cyperaceen,
3) Gramineen.

Ordnung 6. Enantioblasten. Blüthen in gedrängten (bei 4) cymösen Inflorescenzen, unscheinbar (1, 2) oder ansehnlich (3, 4), pentacyclisch, meist trimer, bei 1, 2 oft binär; Perigonkreise spelzenähnlich bei 1, 2, als Kelch und Corolle entwickelt bei 3, 4; oberständige zwei- oder dreifächerige Kapsel mit loculicider Dehiscenz; Samenknospe gerade, daher der Embryo (βλάστη) der Basis des Samens gegenüber (ἐναντίος) liegt. — Pflanzen mit grasähnlichem Habitus (1—3) oder saftige Stauden (4).

Familien: 1) Restiaceen,
2) Eriocauloneen,
3) Xyrideen,
4) Commelyneen.

Reihe III. Corollifloren.

Die beiden Perigonkreise deutlich, meist gross und corollinisch entwickelt; die beiden Staminalkreise vollständig ausgebildet oder zum Theil durch Abortus und Staminodienbildung mangelhaft; ein Carpellkreis; die fünf Kreise mit einzelnen Ausnahmen dreigliedrig.

Ordnung 7. Liliifloren. Inflorescenzen sehr verschieden racemös oder cymös; grosse Blüthen zuweilen vereinzelt. Mit einzelnen Ausnahmen zweizähliger, vier- oder selbst fünfzähliger Kreise sind die pentacyclischen Blüthen dreizählig; bei den Irideen fehlt der innere Staubblattkreis; die Perigonkreise sind gleichartig, bei (1) unscheinbar, spelzenartig, meist aber beide corollinisch (2, 3, 5—8) oft gross; zuweilen alle sechs Blätter röhrig verwachsen (6 und sonst), oft mit epipetalen und episepalen Staubfäden; Fruchtknoten oberständig bei (1, 2), sonst unterständig, meist eine dreifächerige Capsel oder Beere bildend. Embryo von Endosperm umschlossen. — Pflanzen von sehr verschiedenem Habitus; kräftige oberirdische holzige Stämme mit Dickenwachsthum bei Dracaenen, Aloë, Yucca (zu 2 gehörig), häufiger unterirdische Rhizome, Knollen, Zwiebeln, aus denen krautige Jahrestriebe entspringen; Blätter meist schmal und lang, bei (4) mit breiter Lamina und dünnem Stiel.

Familien: 1) Juncaceen,
2) Liliaceen,
3) Irideen,
4) Dioscoreen,
5) Taccaceen,
6) Haemodoraceen,
7) Pontaderiaceen.

Ordnung 8. Ananasinen. Blüthen aus den typischen fünf dreizähligen Kreisen bestehend, äusseres Perigon als Kelch, inneres als Corolle entwickelt; der dreifächerige vielsamige Fruchtknoten ober- oder unterständig; Embryo neben dem Endosperm. — Blätter lang, oft sehr schmal.

Familie: Bromeliaceen.

Ordnung 9. Scitamineen. Die dreigliedrigen Blüthenkreise sind zygomorph entwickelt; beide Perigonkreise oder nur der innere (2, 3) corollinisch; von den Staubblättern abortirt bei (1) das hintere des inneren Kreises, welches bei (2, 3) allein fruchtbar wird (bei 3 nur mit halber Anthere), während die anderen corollinische Staminodien darstellen (vergl. Fig. 397—399); Frucht unterständig, dreifächerig; Beere oder Kapsel. Kein Endosperm, reichliches Perisperm. — Meist stattliche, oft colossale (1) krautige Stauden aus dauernden

zom, mit grossen Blättern, die meist in eine breite Lamina, Stiel und Scheide geglie-
rt sind.

Familien: 1) Musaceen,
2) Zingiberaceen,
3) Cannaceen.

Ordnung 10. Gynandrae. Die ganze Blüthe nach Anlage und Ausbildung zygo-
morph; durch Drehung des langen unterständigen Fruchtknotens (1) wird die Vorderseite
ler entwickelten Blüthe gewöhnlich nach hinten gekehrt; die beiden dreigliedrigen Perigon-
kreise corollinisch, das hintere Blatt des inneren (Labellum) meist mit einem Sporn ver-
sehen; von den typischen sechs Staubgefässen der beiden Kreise kommen nur die vorderen
zu weiterer Ausbildung, und zwar wird bei den Orchideen (mit Ausnahme der Cypripedien)
das vordere des äusseren Kreises allein fertil mit grosser Anthere, die beiden vorderen des
inneren bilden kleine Staminodien; gerade diese letzteren aber werden bei den Cypripedien
fertil, das vordere äussere ein grosses Staminodium; bei den Apostasieen ebenso, oder die
vorderen drei sind fertil. Die Filamente der fertilen und sterilen Staubblätter mit den drei
Griffeln zu einem Gynostemium verwachsen; Pollen in vereinzelten Körnern, Tetraden,
Massen oder Pollinarien; Fruchtknoten unterständig, einfächerig, mit wandständigen (Orchi-
deen) oder dreifächerig mit centralen Placenten (Apostasieeen); Samenknospen anatrop;
Samen sehr zahlreich, sehr klein ohne Endosperm, mit ungegliedertem Embryo. — Kleine
Kräuter oder grössere Stauden; die tropischen Orchideen oft auf Bäumen mit eigenthüm-
lichen Luftwurzeln befestigt; die einheimischen mit unterirdischen Rhizomen oder Knollen
perennirend; manche Orchideen sind chlorophyllfreie Humusbewohner, einige sogar wur-
zellos (Epipogum, Corallorrhiza).

Familien: 1) Orchideen,
2) Apostasieen.

Die Burmanniaceen mit cymöser Inflorescenz, drei epipetalen oder sechs frucht-
baren Staubgefässen, dreitheiligem freiem Griffel und ein- oder dreifächerigem, unterstän-
digem Fruchtknoten schliessen sich den Gynandrae durch ihren kleinen endospermfreien
Samen und den ungegliederten Embryo an; auch unter diesen meist kleinen Pflänzchen
finden sich chlorophyllfreie Humusbewohner.

Classe 13.

Die Dicotyledonen.

1) Der reife Same der Dicotylen enthält entweder ein grosses Endo-
sperm und einen kleinen Embryo (Euphorbiaceen, Coffea, Myristica, Umbelliferen,
Ampelideen, Polygoneen, Caesalpineen u. a.), oder
er ist verhältnissmässig gross und das Endo-
sperm nimmt einen kleinen Raum ein (Plumbagineen,
Labiaten, Asclepiadeen u. v. a.), oder endlich das
Endosperm fehlt ganz, und der Embryo erfüllt allein
den von der Samenschale umschlossenen Raum, wo-
bei der reife Embryo häufig eine sehr beträchtliche
Grösse erreicht (Aesculus, Quercus, Castanea, Juglans,
Cucurbita, Tropaeolum, Phaseolus, Faba), in kleinen
Samen aber auch von mässigem Umfang bleibt (Cru-
ciferen, Compositen, Rosifloren u. a.). Der Mangel des
Endosperms beruht gewöhnlich auf der Verdrängung

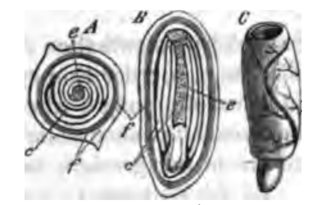


Fig. 403. Chimonanthus fragrans A Querschnitt der noch nicht ganz reifen Frucht; B Längsschnitt derselben: f die dünne Fruchtschale; e Ueberrest des Endosperms, c Cotyledonarblätter; C der Embryo aus dem Samen genommen, zeigt die um einander gewickelten Cotyledonen, unten das Wurzelende.

desselben durch den vor der Samenreife rasch heranwachsenden Embryo, nur vereinzelten Fällen ist es bei den Dicotylen schon der Anlage nach rudiment (Tropaeolum, Trapa); bei den Nymphaeaceen und Piperaceen bleibt der Embr und das ihn umgebende Endosperm klein, der übrige Raum innerhalb der Same schale ist von Perisperm erfüllt.

2) Der Embryo erlangt bei den chlorophyllfreien, kleinsamigen Schm rotzern und Humusbewohnern bis zur Samenreife meist eine sehr geringe Grö und bleibt ungegliedert; bei Monotropa bleibt er sogar zweizellig und selbst b der chlorophyllhaltigen Pyrola secunda wird er nur acht- bis sechzehnzellige (Ho meister); einen sehr kleinen noch ungegliederten Embryo in Form eines rundlich

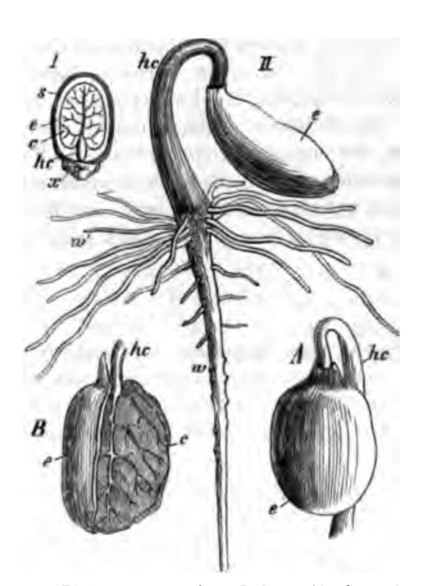


Fig. 404. Ricinus communis: *I* der reife Same längs durchschnitten, *II* die Keimpflanze, deren Cotyledonen noch im Endosperm stecken, was durch *A* und *B* noch näher ersichtlich wird. — *s* Samenschale, *e* Endosperm, *c* Cotyledon, *hc* hypocotyles Stammglied, *w* Hauptwurzel, *w'* Nebenwurzeln derselben; *x* ein den Euphorbiaceen eigenthümliches Anhängsel des Samens (Caruncula).

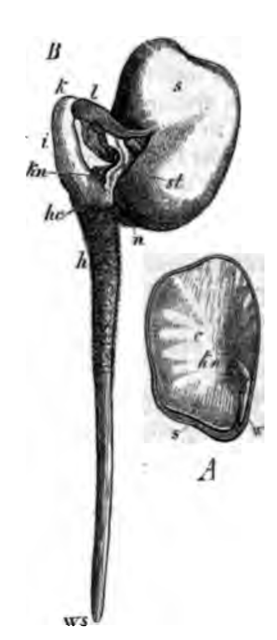


Fig. 405. Vicia Faba: *A* Same nach Wegnahme des einen Cotyledons, der andere ist noch erhalten *c*, *w* Wurzelende, *kn* Knospe des Embryo, *s* Samenschale; *B* keimender Same; *s* Schale, *l* abgerissener Lappen derselben, *n* Nabel; *st* Stiel eines Cotyledons, *k* Krümmung des epicotylen Axenglieds *i*, *hc* das sehr kurze hypocotyle Glied, *h* die Hauptwurzel, *ws* deren Spitze, *kn* Axelknospe des einen Cotyledons.

Gewebekörpers enthalten die reifen Samen der Orobanchen, Balanophoren, Rafflesiaceen u. a.; der Embryo von Cuscuta ist zwar ziemlich gross und lang, Blatt- und Wurzelbildung[1]) aber an der fadenförmigen Axe unterdrückt. Die zwar schmarotzende, aber chlorophyllreiche Mistel (Loranthaceen) entwickelt dagegen einen nicht nur grossen, sondern auch wohl ausgebildeten Embryo.

Ist der Embryo des reifen Samen, wie gewöhnlich, gegliedert, so besteht er aus einem Axenkörper und zwei opponirten ersten Blättern zwischen denen jener

---

1) Nach Uloth (Flora 1860, p. 265) fehlt sogar die Wurzelhaube. — Ueber die Schmarotzer überhaupt vergl. Solms-Laubach in Jahrb. f. wiss. Bot. VI, p. 599 ff.

ls nackter Vegetationskegel endigt (Cucurbita) oder eine zuweilen mehrblättrige
nospe trägt (Phaseolus, Faba, Fig. 405, Quercus u. a.); nicht selten bildet sich
tatt der beiden opponirten Cotyledonen ein dreigliedriger Quirl von solchen bei
'flanzen, die normal nur zwei besitzen (Phaseolus, Quercus, Amygdalus u. v. a.)[1].
)ie opponirten Cotyledonen sind gewöhnlich gleichartig geformt und gleich stark;
ei Trapa bleibt jedoch der eine viel kleiner als der andere, und es finden sich
elbst einzelne Fälle, wo überhaupt nur ein Cotyledenarblatt vorkommt; so bei
lanunculus Ficaria[2], wo es unten scheidig ist, und bei Bulbocapnos (einer Section
'on Corydalis). — Die beiden Cotyledonen bilden gewöhnlich die weit überwie-
ende Masse des reifen Embryos, so dass der Axenkörper nur als ein kleines
apfenförmiges Anhängsel zwischen ihnen erscheint; dieses Verhalten ist beson-
lers dann auffallend, wenn im endospermfreien Samen der Embryo eine sehr
edeutende absolute Grösse erreicht und die Cotyledonen zu zwei dicken, fleischi-
gen Körpern anschwellen, wie bei Aesculus, Castanea, Quercus (Fig. 407),
Amygdalus, Vicia Faba, Phaseolus, Bertholletia excelsa (Paranuss) u. v. a.;
gewöhnlicher sind übrigens die Cotyledonen dünn, einfach geformten kurz ge-
stielten Laubblättern ähnlich (Cruciferen, Euphorbiaceen, Tilia, letztere mit drei-
bis fünflappiger Cotyledonarspreite); häufig liegen sie mit ihren Innenflächen platt
an einander (Fig. 404, 405), nicht selten sind sie aber auch gefaltet oder knitterig
hin und her gebogen (so z. B. Theobroma mit dicken, Acer, Convolvulaceen u. a.
mit dünnen Cotyledonen), seltener spiralig um einander gewickelt (Fig. 403).

Die Axe des Embryos ist unterhalb der Cotyledonen gewöhnlich zapfenartig
verlängert und wird in dieser Form von der beschreibenden Botanik als Würzel-
chen (radicula) bezeichnet. Der zapfenförmige Körper besteht jedoch in seinem
oberen, meist grösseren Theil aus dem hypocotylen Stammglied, und nur das
untere, hintere, oft sehr kurze Endstück ist die Anlage der Hauptwurzel (Fig. 406);
im Gewebe der letzteren sind zuweilen schon die ersten Nebenwurzelanlagen
kenntlich (Cucurbita und nach Reinke bei Impatiens).

3) Die Keimung wird, nachdem die Samenschale oder bei trockenen
Schliessfrüchten das Pericarp durch das Anschwellen des Endosperms oder der
Cotyledonen selbst geöffnet worden ist, meist dadurch eingeleitet, dass das hypo-
cotyle Glied sich soweit verlängert, um die Wurzel aus dem Samen hinauszu-
schieben, worauf diese selbst rasch zu wachsen beginnt und gewöhnlich eine be-
trächtliche Länge erreicht und Nebenwurzeln in acropetaler Folge bildet, während
Cotyledonen und Keimknospe noch im Samen verweilen (Fig. 404, 405, 406).
Dicke, fleischige Cotyledonen bleiben während der Keimung gewöhnlich im Samen
stecken und gehen, nachdem sie ausgesogen sind, endlich zu Grunde (Phaseolus
multiflorus, Vicia Faba; Fig. 405, Quercus; Fig. 407); in diesem Fall strecken
sich die Cotyledonarstiele so weit, dass dadurch die zwischen ihnen eingeschlos-
sene Keimknospe hinausgeschoben wird (Fig. 407), die nun aufrecht emporwächst,
so dass der Same sammt den Cotyledonen als seitliches Anhängsel der Keimaxe
erscheint. Gewöhnlich aber sind die Cotyledonen, zumal dann, wenn sie dünn
sind, zu weiterer Entwickelung bestimmt, sie bilden die ersten Laubblätter der

1) Zahlreiche andere Fälle siehe Bot. Zeitung 1869, p. 875.

2) Irmisch: Beiträge zur vergl. Morphol. d. Pfl. Halle 1854, p. 12.

Pflanze; um sie und die zwischen ihnen liegende Keimknospe aus dem Samen zu befreien, streckt sich das hypocotyle Glied beträchtlich in die Länge, was zunächst eine aufwärts gerichtete Krümmung desselben (Fig. 404) veranlasst, da die Cotyledonen noch im Samen festgehalten sind, das untere Ende aber durch die Wurzel im Boden befestigt ist; endlich wird durch eine letzte Streckung des unteren hypocotylen Stückes der obere Theil desselben sammt den Cotyledonen in hängender Stellung aus dem Samen hervorgezogen und über die Erde gebracht, um sich hier gerade zu strecken und die Cotyledonen in der Luft auszubreiten, zwischen denen die nun schon weiter fortgebildete Keimknospe emporstrebt; die so an's Licht gebrachten Cotyledonen wachsen nun meist rasch und beträchtlich und bilden die ersten einfach geformten grünen Blätter der jungen Pflanze (Cucurbita, Cruciferen, Acer, Convolvulaceen, Euphorbiaceen u. v. a.). Enthält der Same Endosperm, so werden die Cotyledonen erst nach Aufsaugung desselben herausgezogen (Fig. 404). Zwischen den hier geschilderten verschiedenen Keimungsarten kommen manche Uebergangsformen vor, zuweilen treten, durch besondere Lebensverhältnisse veranlasst, eigenthümliche Erscheinungen dabei auf; bei Trapa z. B. bleibt die Hauptwurzel, die der Anlage nach schon rudimentär ist, ganz unentwickelt, das hypocotyle Glied krümmt im Wasser, auf dessen Grund der Same keimt, sein unteres Ende bei beträchtlicher Verlängerung aufwärts, aus ihm treten frühzeitig Reihen zahlreicher Seitenwurzeln hervor, welche die Pflanze im Boden befestigen.



Fig. 406. Phaseolus multiflorus: Längsschnitt der Keimaxe des reifen Samens, parallel den Cotyledonen, etwa 30mal vergr. *ss* Stammscheitel, *ws* Wurzelspitze; *hc* das hypocotyle Stammstück; *ct* Wülste neben der Insertion der Cotyledonen; *i* das erste Internodium, *pb* die Stiele der ersten Laub blätter (Primordialblätter), *v v f* das Procambium der Fibrovasalstränge.

4) Die **Erstarkung** der Keimpflanze kann unter kräftiger Fortbildung der primären Keimaxe stattfinden; indem diese (gewöhnlich aufrecht) fortwächst, wird der aus der Keimknospe sich entwickelnde Spross zum Hauptstamm der Pflanze, der am Gipfel sich verlängernd, meist schwächere Seitensprosse erzeugt (Helianthus, Vicia, Populus, Impatiens u. a.); bei andauerndem Hauptstamm pflegt eher oder später der Gipfel desselben seine weitere Entwickelung einzustellen, oder die ihm nächsten Seitensprosse werden ebenso kräftig als er, es entsteht, indem die unteren Zweige absterben, der Hauptstamm sich »reinigt«, eine Baumkrone oder der primäre Stamm wächst als Sympodium aufrecht fort (Linde, Ricinus), oder es entstehen schon früh an der Basis des Hauptsprosses Seitentriebe, die ebenso kräftig wie er sich entwickeln und einen Strauch bilden. — Wenn der Keimstamm sich kräftig entwickelt, so pflegt auch die Hauptwurzel der

Keims in absteigender Richtung stark zu wachsen[1]), eine sogen. Pfahlwurzel zu bilden, aus welcher, so lange sie selbst noch in die Länge wächst, die Seitenwurzeln in acropetaler Richtung zahlreich hervortreten; hört später ihr Längenwachsthum auf, so entstehen auch Adventivwurzeln zwischen den vorigen aus ihr, die

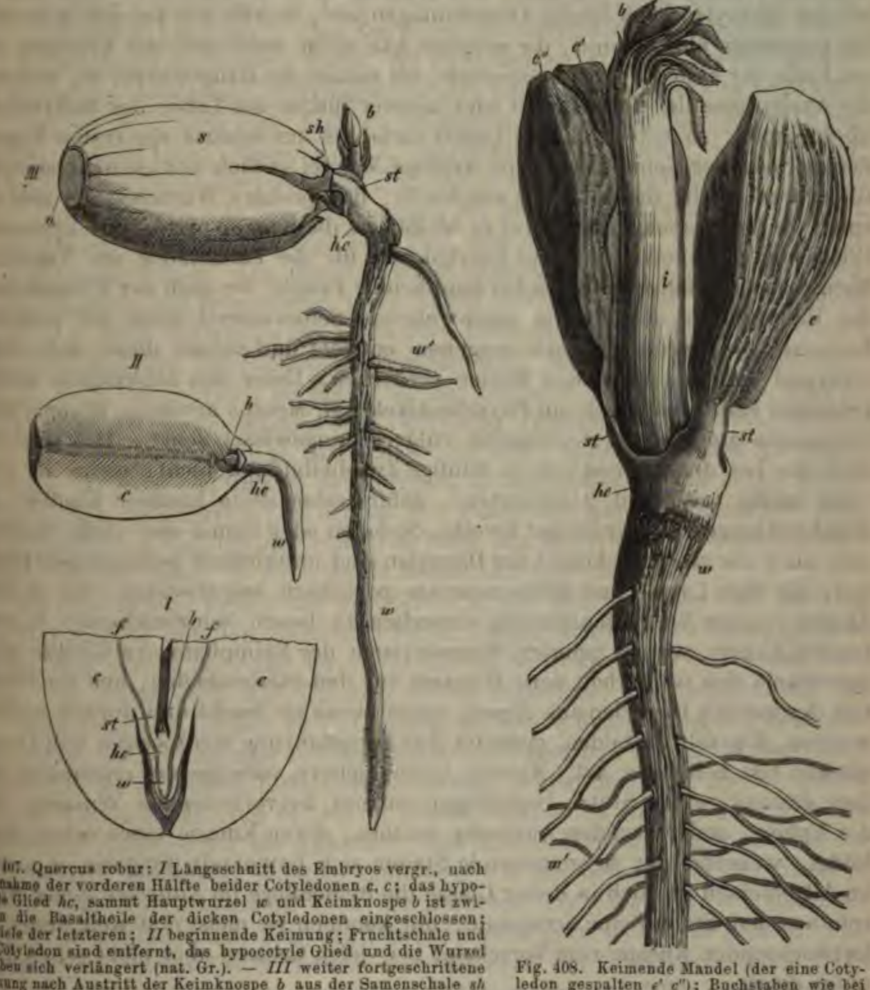


Fig. 407. Quercus robur: *I* Längsschnitt des Embryos vergr., nach Wegnahme der vorderen Hälfte beider Cotyledonen *c, c*; das hypocotyle Glied *hc*, sammt Hauptwurzel *w* und Keimknospe *b* ist zwischen die Basaltheile der dicken Cotyledonen eingeschlossen; *st* Stiele der letzteren; *II* beginnende Keimung; Fruchtschale und ein Cotyledon sind entfernt, das hypocotyle Glied und die Wurzel *w* haben sich verlängert (nat. Gr.). — *III* weiter fortgeschrittene Keimung nach Austritt der Keimknospe *b* aus der Samenschale *sh* und der Fruchtschale *s* durch Streckung der Cotyledonarstiele *st*; *w* Hauptwurzel, *w'* deren Nebenwurzeln.

Fig. 408. Keimende Mandel (der eine Cotyledon gespalten *c' c''*); Buchstaben wie bei voriger Fig.; *i* das sehr kräftig entwickelte erste Internodium.

gleich diesen sich kräftig entwickeln und Seitenwurzeln in mehreren Generationen erzeugen können; so entsteht ein mächtiges Wurzelsystem, dessen Centrum die primäre Hauptwurzel des Keims ist, und ebenso lange andauert wie der Stamm

1) Eine der entschiedensten Ausnahmen bietet die Gattung Cuscuta ohne Hauptwurzel, deren hinteres Axenende bei der Keimung zwar in den Boden eindringt, aber bald abstirbt, wenn der obere fadenförmige Axentheil eine Nährpflanze umschlungen und sich an dieser durch Saugwurzeln befestigt hat, um später kräftig fortzuwachsen und sich zu verzweigen.

selbst; durch nachträgliches Dickenwachsthum nimmt der Hauptstamm (wie dessen Zweige) die Form eines schlanken aufrechten Kegels an, dessen Basis auf der Basis des umgekehrten Kegels ruht, den die ebenfalls sich verdickende Hauptwurzel darstellt. Während diese, hier in schematischer Einfachheit angedeuteten Vorgänge bei den Coniferen fast ausnahmslos auftreten, kommen dagegen bei den Dicotylen auch häufig Abweichungen vor, welche den bei den Monocotylen genannten ähnlich sind; die primäre Axe stirbt bald nach der Keimung oder am Ende der ersten Vegetationsperiode, oft sammt der Hauptwurzel ab, während die Axelsprosse der Cotyledonen oder höherer Blätter das Leben des Individuums übernehmen; so tritt z. B. bei Dahlia variabilis am Schluss der ersten Vegetationsperiode der Keimpflanze eine kräftige Wurzel seitlich aus dem hypocotylen Glied hervor, die dann knollig anschwillt; das primäre Wurzelsystem und die epicotyle Axe verschwindet, und es bleibt nur die neue Wurzel, das hypocotyle Glied und die Axelknospen der Cotyledonen für die Fortsetzung der Vegetation übrig; noch auffallender ist es bei Ranunculus Ficaria, wo nach der Entwickelung der Hauptwurzel eine knollig anschwellende Seitenwurzel unter der primären Keimaxe (von einer Coleorrhize umgeben) entsteht und sammt dieser sich erhält, während jene und die ersten Blätter verderben. Unter den zahlreichen hierher gehörigen Fällen mag noch auf Physalis Alkekengi, Mentha arvensis, Bryonia alba, Polygonum amphibium, Lysimachia vulgaris hingewiesen sein[1]. Den Dicotylen fehlt die bei den Monocotylen so häufige Zwiebelbildung nicht, wenn sie auch nicht häufig vorkommt (Oxalisarten), dafür treten desto häufiger Knollen, als Anschwellungen unterirdischer Zweige, Stolonen oder dünne oder dicke Rhizome auf; auch die grosse Mehrzahl der Dicotylen sind unterirdisch perennirende Pflanzen, die ihre Laub- und Blüthensprosse periodisch emporsenden, um sie nach Ablauf je einer Vegetationsperiode absterben zu lassen (»einzuziehen«). In allen solchen Fällen, wo das primäre Wurzelsystem der Keimpflanze zu Grunde geht, entwickeln sich wiederholt neue Wurzeln aus den Stammtheilen, und die Fähigkeit der meisten Dicotylen aus diesen, zumal wenn sie feucht und dunkel gehalten werden, Wurzeln zu bilden, gestattet ihre Fortpflanzung aus Zweigen und Zweigstücken fast beliebiger Art. Manche Arten klettern vermöge der regelmässig aus dem dünnen, einer Stütze bedürftigen Stamm hervortretenden Wurzeln, wie der Epheu, andere senden Ausläufer weithin, deren Knospe einen neuen Stock bildet, während der so entstehende Stamm sich bewurzelt (Fragaria) u. s. w.; im Allgemeinen ist auch in dieser Classe die Reihenfolge im Auftreten neuer Wurzeln aus dem Stamm eine acropetale, nur kommen sie meist erst weit hinter der fortwachsenden Knospe zum Vorschein, bei vielen Cacteen aber nicht selten dicht unter dieser.

5) Die normale Verzweigung am Ende fortwachsender Sprosse ist gewöhnlich monopodial, die Zweige treten seitlich unter dem Scheitel des Vegetationspunktes hervor; bis jetzt ist nur ein Fall dichotomischer Verzweigung und zwar mit sympodialer Ausbildung der Gabelsprosse bekannt; auf dieser Entwickelung beruht, wie schon früher erwähnt wurde, die Bildung der (wickeligen) Inflorescenz der Borragineen nach Kaufmann. — Die normale monopodiale

---

1) Das Obige nach Irmisch's ausführlichen Darstellungen in dessen Beiträgen zur vergl. ...er Pfl. Halle 1854, 1856, Botan. Zeitg. 1861 und anderwärts.

uszweigung ist axillär, die Seitensprosse entspringen in dem Winkel, den die lediane des Blattes mit dem darüber stehenden Internodium bildet; innerhalb les vegetativen Stockes wird in jeder Blattaxel wenigstens ein Seitenspross angeegt, wenn auch bei weitem nicht sämmtliche Axelknospen zur Entfaltung gelanɡen; zuweilen entstehen über dem eigentlichen ursprünglichen Axelspross noch ındere in einer Längsreihe, so z. B. über den Laubblattaxeln bei Aristolochia Sipho, Gleditschia, Lonicera [1], über den Axeln der Cotyledonen von Juglans regia, les geförderten Cotyledons von Trapa. Bei Holzpflanzen wird nicht selten die zur Ueberwinterung bestimmte Axelknospe von der Basis des Blattstiels so umwachsen, dass sie erst nach dem Abfallen desselben sichtbar wird, wie bei Rhus typhium, Virgilia lutea, Platanus u. a. (intrapetiolare Knospen). — Ausser der gewöhnlichen axillären Verzweigung sind einige Fälle zwar seitlicher, monopodialer, aber extraaxillärer Verzweigung bei Dicotylen bekannt: dahin gehört die Entstehung der Rankenzweige von Vitis und Ampelopsis, welche unterhalb des Vegetationspunktes, dem jüngsten Blatte gegenüber, etwas später als dieses aus dem Muttterspross hervortreten (nach Nägeli und Schwendener); bei Asclepias syriaca u. a. steht unterhalb der terminalen Inflorescenz ein vegetativer Seitenzweig zwischen den Insertionen der Laubblätter, die selbst noch Axelsprosse stützen. Nach Pringsheim [2]) entstehen auf der concaven Seite des langen, spiralig eingekrümmten Vegetationskegels von Utricularia vulgaris seitliche Sprossungen, die er für extraaxilläre Zweige (Rankenzweige) hält, während in den Axeln der zweireihig am convexen Rücken des Sprosses stehenden Blätter oder neben diesen »normale« Sprosse auftreten; es scheint mir jedoch die Annahme gestattet, dass jene extraaxillären Gebilde der concaven Seite des Muttersprosses eigenthümlich geformte Blätter [3]) sind; in ihren Axeln bilden sich Inflorescenzen.

Das nicht seltene Fehlen der Deckblätter in den Inflorescenzen darf nicht in dieselbe Kategorie mit den genannten Fällen extraaxillärer Verzweigung gestellt werden, dort sind in der Nähe der extraaxillären Seitenzweige grosse Blätter vorhanden, in deren Axeln wirklich auch Zweige entstehen; hier dagegen wie bei den Cruciferen, im Köpfchen vieler Compositen, ist die Blattbildung der sich verzweigenden (die Blüthen oder Inflorescenzzweige tragenden) Axe selbst überhaupt unterdrückt, es sind keine Blattaxeln vorhanden, neben denen die Zweige stehen könnten; sie entstehen aber so, als ob Blätter wirklich da wären, und es lassen sich Gründe anführen für die Annahme, das man es hier mit einem Abortus der Deckblätter in demselben Sinne zu thun hat, wie bei dem Fehlen des hinteren Staubgefässes der Labiaten (p. 451), der Musaceen (Fig. 397) u. s. w.; da überhaupt die Hochblätter innerhalb des Blüthenstandes gern sehr klein bleiben, früh verkümmern, so kann es nach den Anschauungen der Descendenztheorie nicht auffallen, dass endlich derartige functionslose Organe ganz ausfallen, dass ihre Entwickelung in gewissen Fällen ganz unterbleibt, während die zugehörigen (im Sinne der Descendenztheorie typisch axillären) Seitenzweige sich kräftig entwickeln.

---

1) Vergl. Guillard: Bull. Soc. bot. de France. IV. 1857, p. 939 cit. bei Duchartre, Eléments de Bot., p. 408).

2) Zur Morphologie der Utricularien: Monatsber. der k. Akad. der Wiss. Febr. 1869.

3) Es kommt natürlich darauf an, was man überhaupt ein Blatt und was man einen Spross zu nennen habe; das ist aber nicht bloss Sache der Beobachtung, sondern noch mehr Sache zweckmässiger, conventioneller Begriffsbestimmung.

Adventivsprosse gehören, wie bei den Phanerogamen überhaupt, auch bei den Dicotylen zu den Seltenheiten; sehr bekannt sind die gewöhnlich an den Blatträndeen (in deren Einkerbungen) von Bryophyllum calycinum exogen entstehenden, die dann als Brutknospen einer weiteren Entwickelung fähig sind; bei Begonia coriacea finden sich zuweilen Adventivknospen in Form kleiner Zwiebeln auf der schildförmigen Blattfläche da, wo die Hauptnerven ausstrahlen (nach Peterhausen [1]). Ueber die Adventivsprosse an den Blättern von Utricularia vergl. Pringsheim's cit. Abhandlung. — Häufiger entspringen Adventivsprosse aus Wurzeln (Linaria vulgaris, Cirsium arvense, Populus tremula, Pyrus malus u. v. a. Hofmeister). Die aus der Rinde älterer Baumstämme hervortretenden Sprosse dürfen nicht ohne Weiteres für Adventivknospen gehalten werden, da sich die zahlreichen ruhenden Knospen der Holzpflanzen lange versteckt lebensfähig erhalten können.

6) Die Blätter der Dicotylen zeigen in ihren Stellungs- und Formverhältnissen eine grössere Mannigfaltigkeit, als die aller anderen Pflanzenclassen zusammengenommen. — Das gewöhnlich mit einem zweigliedrigen Cotyledonarquirl der Keimpflanzen beginnende Stellungsverhältniss setzt sich entweder in decussirten Paaren fort, oder geht in alternirend zweizeilige, oder in mehrgliedrig verticillirte oder in schraubige Stellungen der verschiedensten Divergenzen über. Einfachere Stellungsverhältnisse, zumal die Decussation zweigliedriger Quirle, sind gewöhnlich in ganzen Familien constant, complicirtere Verhältnisse meist inconstant. Die Axelsprosse beginnen gewöhnlich mit einem Paar opponirter oder verschieden hoch entspringender Blätter, die rechts und links von der Mediane des Mutterblattes stehen.

Von den Blattformen, auch abgesehen von den Formationen der Schuppen (Niederblätter an unterirdischen Stammtheilen und Hüllschuppen der Dauerknospen), Hochblätter und Blüthenphyllome, in Kürze einen Ueberblick zu geben, ist einfach unmöglich; hier mögen nur einige derjenigen Formverhältnisse der Laubblätter genannt werden, die den Dicotylen allein oder vorwiegend eigenthümlich sind. Gewöhnlich gliedern sich die Laubblätter in einen dünnen Stiel und eine flache Lamina; diese ist sehr häufig verzweigt, d. h. gelappt, gefiedert, zusammengesetzt, zertheilt; auch wo sie eine einheitliche Platte darstellt, ist die Neigung zur Verzweigung gewöhnlich durch Einkerbungen, Zähne, Ausschnitte am Rande angedeutet. Die Verzweigung der Lamina ist gewöhnlich entschieden monopodial angelegt; sie kann sich aber in cymöser Weise fortentwickeln, indem rechts und links von einem Mitteltheile des Blattes je eine schraubelartige Folge seitlicher Lappen entsteht (so z. B. bei Rubus, Helleborus). — Die scheidenförmige, stengelumfassende Basis ist bei den Dicotylenblättern nicht häufig (Umbelliferen), dafür treten desto öfter Nebenblätter (stipulae) auf. Als besonders eigenthümlich ist die nicht seltene Verschmelzung opponirter Blätter in eine vom Stengel durchbohrte Lamelle zu erwähnen (Laminum amplexicaule, Dipsacus fullonum, Silphiumarten, Lonicera Caprifolium, manche Eucalyptus u. a.), ebenso die rechts und links von der Blattinsertion hinablaufenden Laminastreifen, durch welche die

---

1) Beitr. zur Entw. der Brutknospen (Hameln 1869), wo auch verschiedene Beispiele von Axelsprossen, die sich zu abfallenden Brutknospen bei Dicotylen entwickeln, besprochen sind, so Polygonum viviparum, Saxifraga granulata, Dentaria bulbifera, Ranunculus Ficaria.

eflügelten Stengel von Verbascum thapsiforme, Onopordon u. a. ausgezeichnet nd; auch das nicht selten vorkommende schildförmige Laubblatt (folium peltum) findet sich kaum in einer anderen Classe in so ausgeprägter Form (Troaeolum, Victoria regia u. a.). Die Fähigkeit der Dicotylen, ihre Laubblätter den erschiedensten Lebensverhältnissen entsprechend zu Organen der verschiedensten unction auszubilden, zeigt sich besonders auffallend in dem so häufigen Vorkomen von Blattranken und Blattdornen, noch mehr in der Ascidienbildung der epenthen, Cephaloten, Saracenien.

Die Nervatur der Laubblätter (abgesehen von den dicken Blättern der Fettflanzen) ist durch die zahlreichen auf der Unterseite vortretenden Nerven und urch die zahlreichen, krummlinigen Anastomosen derselben mittels feiner, im lesophyll selbst verlaufender Fibrovasalstränge ausgezeichnet. Der Mittelnerv, er das Blatt meist in zwei symmetrische, zuweilen jedoch auch in sehr unsymetrische Hälften theilt, giebt nach rechts und links seitliche Nerven ab, oft entpringen von der Basis der Lamina aus rechts und links vom Medianus noch je ein, wei, drei starke Nerven, die sich ähnlich wie jener verhalten. Das ganze System ler vorspringenden Nerven eines Laubblattes verhält sich wie ein monopodial angelegtes, in einer Fläche entwickeltes Verzweigungssystem, dessen Zwischenräume nit grünem Mesophyll ausgefüllt sind, in welchem die zu einem kleinmaschigen Netzwerk verbundenen Anastomosen liegen; innerhalb der Maschen entspringen neist noch feinere Bündel, die dann im Mesophyll blind endigen. Bei den chuppenförmigen oder häutigen Niederblättern, Hochblättern und Hüllblättern ler Blüthe fehlen die vorspringenden Nerven meist, die Nervatur ist einfacher und gleicht mehr der der Monocotylen.

7) Die Blüthe[1]). Bei der grossen Mehrzahl der Dicotylen sind die Blüthentheile in Kreise geordnet, die Blüthen cyclische, nur bei einer verhältnissmässig geringen Anzahl von Familien (Ranunculaceen, Magnoliaceen, Calycanheen, Nymphaeaceen, Nelumbieen) sind sie sämmtlich oder zum Theil spiralig gestellt (acyclisch oder hemicyclisch) [2]).

Die cyclischen Blüthen haben meist fünfgliedrige, seltener viergliedrige Kreise, die beide innerhalb derselben natürlichen Verwandtschaftsgruppen angeroffen werden; drei- und zweigliedrige Blüthenkreise, oder Zusammenstelluugen on zwei- und viergliedrigen sind weit seltener als die fünfgliedrigen und gewöhnlich charakteristisch für kleinere Gruppen des natürlichen Systems.

Fünf- oder viergliedrige Blüthen bestehen gewöhnlich aus vier Kreisen, die ls Kelch, Corolle, Androeceum, Gynaeceum ausgebildet sind; bei drei- und weigliedrigen Blüthen ist die Zahl der Kreise viel variabler, nicht selten werden lann zwei- oder mehr Kreise auf je eine Formation verwendet, während bei den rstgenannten die Vermehrung der Kreise fast nur auf das Androeceum beschränkt ist.

Nicht selten fehlt die Corolle, die Blüthen heissen dann apetale.

---

1) Die hier folgenden Blüthendiagramme sind z. Th. nach eigenen Untersuchungen, vorwiegend aber nach den entwickelungsgeschichtlichen Angaben Payer's und mit Benutzung der Flora von Döll entworfen. — Die unter den Diagrammen stehenden Figuren sollen Zahl und Verwachsung der Carpelle sowie die Placentation bei Pflanzen andeuten, deren Diagramm im übrigen dasselbe ist.

2) Vergl. p. 514 und p. 521.

Sind Kelch und Corolle vorhanden, so bestehen sie fast immer (nicht z. B. bei Papaver) aus gleicher Gliederzahl, aber ohne Rücksicht auf die Zahl der Kreise (es kann z. B. der Kelch aus zwei zweigliedrigen decussirten, die Corolle aus einem viergliedrigen Kreis bestehen: Cruciferen. Sind Androeceum und Hülle (gleichgiltig, ob diese nur aus dem Kelch oder aus Kelch und Corolle besteht) in

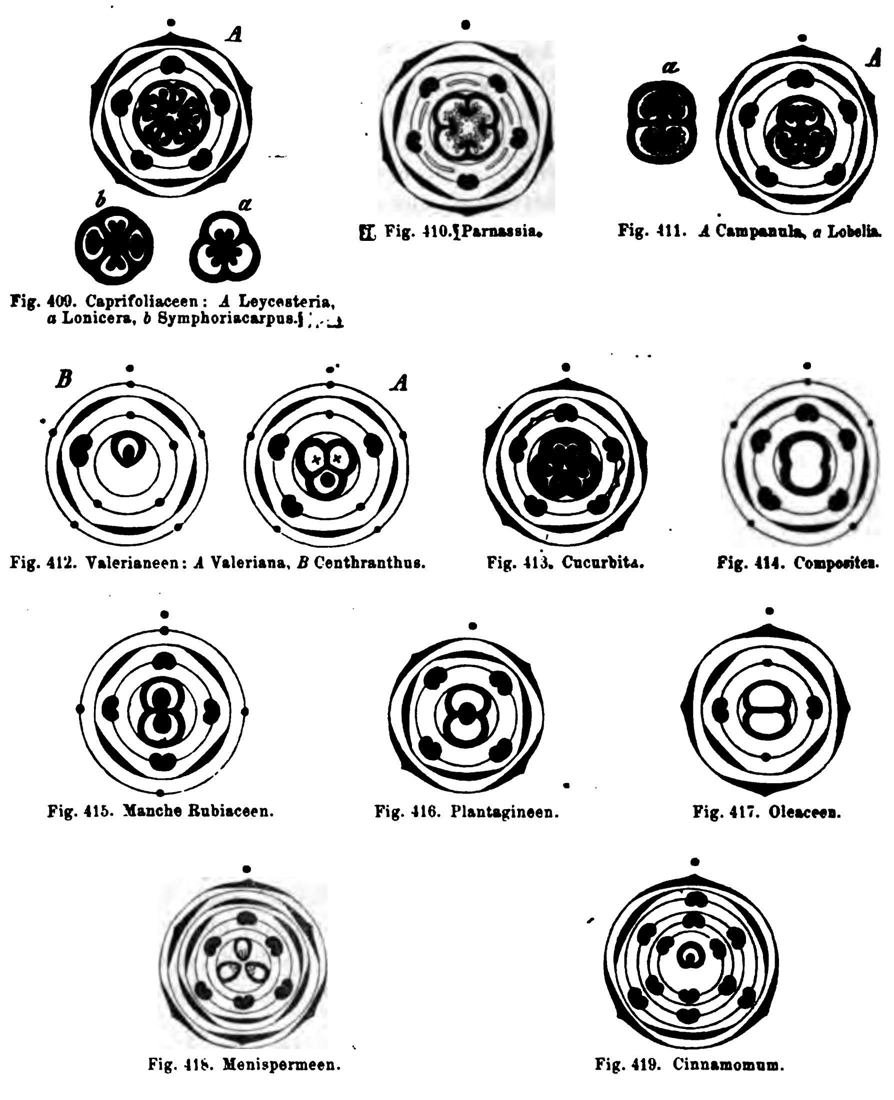


Fig. 409. Caprifoliaceen: *A* Leycesteria, *a* Lonicera, *b* Symphoriacarpus.

Fig. 410. Parnassia.

Fig. 411. *A* Campanula, *a* Lobelia.

Fig. 412. Valerianeen: *A* Valeriana, *B* Centhranthus.

Fig. 413. Cucurbita.

Fig. 414. Compositen.

Fig. 415. Manche Rubiaceen.

Fig. 416. Plantagineen.

Fig. 417. Oleaceen.

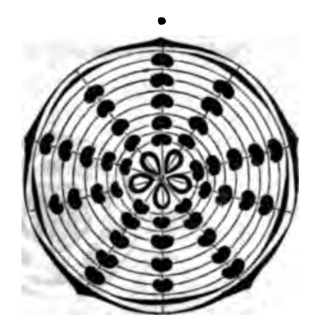
Fig. 418. Menispermeen.

Fig. 419. Cinnamomum.

einer Blüthe vorhanden, so sind sie meist gleichzählig (isostemone Blüthen), häufig sind aber auch mehr, seltener weniger Staubfäden als Hüllenglieder vorhanden (anisostemone Blüthen). Bei fünf- und viergliedrigen Blüthen ist die Zahl der Carpelle meist kleiner als fünf oder vier, bei drei- und zweigliedrigen so wie bei spiraligen sind nicht selten mehr Carpelle vorhanden.

Man sieht schon aus diesen wenigen Andeutungen, dass die Zahlen- und ellungsverhältnisse in den Blüthen der Dicotylen sehr mannigfaltig sind, sie sen sich nicht, wie die Monocotylen mit wenigen Ausnahmen, auf einen Typus rückführen. Selbst die Aufstellung verschiedener Typen für ebenso viele ssere Gruppen ist mit manchen Unsicherheiten verbunden, da es für die Zuckführung mancher Blüthenformen auf allgemeinere Formeln oft an der Kenntss der Entwickelung fehlt; zudem hat die viel zu weit gehende Anwendung der piraltheorie der Blattstellung auch auf cyclische Blüthen das Verständniss derlben vielfach erschwert und Zweifel geschaffen, wo solche ohne jene Theorie cht zu finden sind.

Für die grosse Mehrzahl der Dicotylen lässt sich die Blüthenformel: $nCnAn(+n+\cdots)Gn(-m)$ aufstellen; sie gilt für die meisten fünfgliedrigen und chten viergliedrigen (und achtgliedrigen (z. B. Miiauxia) Blüthen, so dass also $n = 5$ oder $n = 4$ esp. 8) ist; im Androeceum ist eine unbestimmte nzahl von (alternirenden) Kreisen angenommen, $n(+n+\cdots)$, um auch die grosse Zahl von Blüthen, eren Androeceum mehr als einen Kreis enthält . B. Fig. 420), mit zu umfassen; die Bezeichnung es Gynaeceums $Gn(-m)$ soll andeuten, dass sehr äufig weniger als 5, resp. 4 (oder 8) Carpelle orhanden sind; m kann alle Werthe von 0 bis n aben. Sehr häufig bei der Mehrzahl der Gamoetalen und anderwärts sind nur zwei Carpelle orhanden; sie stehen in diesem Fall median nten und vorn; unter der Annahme, dass das Gynaeceum typisch fünfgliedrig ternirend und nur durch Abortus zweigliedrig geworden ist, müsste aber höchens eines median vorn, das andere schief hinten stehen; eine ähnliche Schwiegkeit ergiebt sich auch zuweilen bei dreigliedrigem und eingliedrigem Gynaeeum. Es würde zu weit führen, die Gründe zu entwickeln, die mich dennoch estimmen, die aufgestellte Formel auch für das Gynaeceum derartiger Blüthen elten zu lassen; es sei nur erwähnt, dass in den verschiedensten Familien und rdnungen, wo sonst weniger als fünf Carpelle vorkommen, auch Arten oder Gattngen mit den typischen fünf auftreten.


Fig. 420. Aquilegia.

Die Diagramme Fig. 409—417 bieten eine Auswahl von Fällen, welche sich. enn man auf die eben angedeuteten Bedenken keine weitere Rücksicht nimmt, er allgemeiner Formel unterordnen, die hier den einfacheren Ausdruck $nCnAnGn(-m)$ annimmt; dass die durch Punkte in den drei äussere Kreisen ngedeuteten leeren Stellen abortirten Gliedern (in dem schon mehrfach angegeenen Sinne) entsprechen, kann nach der Vergleichung mit nahe verwandten ormen kaum zweifelhaft sein, wenn auch die betreffenden Glieder so vollständig ehlen, dass selbst frühe Entwickelungszustände der Blüthe Nichts mehr von ihnen ufweisen; es gilt diess auch von den zur typischen Anzahl fehlenden Carpellen; och kommen andere Fälle vor, wo wie bei Rhus Fig. 421 gewisse Glieder, hier wei von den drei erscheinenden Carpellen erst während der weiteren Entwickeung schwinden; besonders lehrreich bezüglich der hier einschlägigen Verhältnisse t Crozophora tinctoria Fig. 422, deren Blüthen dadurch diclinisch werden, dass

bei den einen (den weiblichen) die Stamina als sterile Staminodien sich ausbilden (was als der erste Schritt zum Abortus zu betrachten ist), während bei den anderen (den männlichen (Blüthen) die drei Carpelle durch drei fruchtbare Staubblätter ersetzt werden (Payer).

In der Einleitung zu den Angiospermen wurde schon auf die Interponirung eines Kreises von Staubfäden zwischen die Glieder eines früher aufgetretenen



Fig. 421. Rhus (Anacardieen).

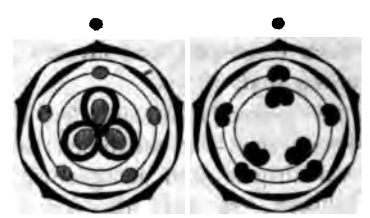


Fig. 422. Crozophora, links weiblich, rechts männlich (Euphorbiaceen).



Fig. 423. Fünfgliedrige Ericaceen, Epacrideen.

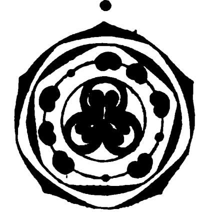


Fig. 424. Aesculus (Hippocastaneen).

Staminalkreises hingewiesen und erwähnt, dass der interponirte Kreis zuweilen nicht vollzählig ist; diese Erscheinungen kehren in verschieden grossen Gruppen der Dicotylen wieder[1]; Fig. 423 zeigt die grau angedeuteten interponirten Stamina der zehnmännigen Blüthen aus der Gruppe der Bicornes als einen vollzähligen Kreis in den ersten Staminalkreis eingeschaltet; ebenso ist es bei den meisten Gruinales, unter denen die Balsamineen aber nur die typischen fünf, die Lineen und die Gattung Erodium zwischen diesen noch fünf rudimentäre interponirte Stamina aufweisen, während bei Peganum Harmala und Monsonia die Glieder des interponirten und weiter nach aussen stehenden Kreises sich verdoppeln; von besonderem Interesse ist in dieser Hinsicht die Ordnung der Aesculineen, insofern in verschiedenen Familien derselben der interponirte Staminalkreis unvollständig bleibt (Acerineen, Hippocastaneen Fig. 424), so dass die Gesammtzahl der Staubfäden also kein Multiplum der typischen Grundzahl (hier fünf) ist. Unter den fünfgliedrigen Blüthen sind noch die Lythrarieen, Crassulaceen und Papilionaceen, unter den viergliedrigen die Oenothereen zu erwähnen, bei denen die Interponirung je eines vollzähligen Staubblattkreises stattfindet.

Eine der merkwürdigsten Abweichungen von den gewöhnlichen Verhältnissen macht sich bei nicht wenigen Familien der Dicotylen darin geltend, dass

---

1) Wie aus den Abbildungen Payer's hervorgeht; zuweilen steht der interponirte Kreis, obgleich später entstanden, doch weiter nach aussen als der typische; Hauptsache ist, dass sich die Stellung und Zahl der anderen Blüthentheile ganz so verhält, als ob der interponirte Kreis gar nicht vorhanden wäre.

:he Staubblattquirl dem der Corolle superponirt ist, wie in Fig. 425, erdem bei den Rhamneen, Celastrineen, den fünfmännigen Hypericineen, effer[1]) zeigt, dass die beiden su- en Kreise bei den Ampelideen und in acropetaler Ordnung ent- dass sie dagegen bei den Primula- Form von fünf Höckern auftreten, der ein Stamen bildet und erst ch aussen ein Blumenblatt hervor- lässt[2]). In diesen Fällen hat man nreichende Ursache zu der An- dass ein alternirender Kreis zwi- n beiden superponirten ausgefallen sei, in anderen Fällen ist diese jedoch gerechtfertigt oder sehr wahrscheinlich; so kommen in der der Caryophyllinen Familien, Gattungen und Arten vor, denen die rone fehlt, und wo die Staubblätter den Kelchblättern superponirt sind; erselben Verwandtschaftsgruppe auch Pflanzen mit Blumenkrone vor- so darf man annehmen, dass sie da, wo sie fehlt, abortirt ist; das Dia-



Fig. 425. Primulaceen.



Fig. 426. Vitis (Ampelideen).



27. Scleranthus.



Fig. 428. Phytolacca.



Fig. 429. Celosia.

lieser Pflanzen wird ausserdem dadurch complicirt, dass eine Neigung oppelung der Stamina (Fig. 427, 428) und selbst der Carpelle sich gel- cht.

nn in einer Blüthe mehr Stamina als Kelch- oder Corollenglieder vor- , so kann diess, wie bereits erwähnt, einerseits durch Vermehrung der kreise wie in Fig. 420 stattfinden, oder durch Interponirung eines voll-



ndollea (Dilleniaceen).



Fig. 431. Citrus (Aurantiaceen).



Fig. 432. Tilia americana.

n oder unvollständigen Kreises in den typischen, oder durch Verdoppelung ina (dédoublement) wie Fig. 427; diese Fälle sind wohl zu unterscheiden

[1]) Pfeffer: Bot. Zeitg. 1870, p. 143 und Jahrb. f. wiss. Bot. VIII, p. 194.

[2]) Vergl. darüber das auf p. 522 Gesagte; wenn die vertretene Theorie der Primulaceen- h bewährt, so leuchtet ein, dass dann auch die Formel derselben anders geschrieben Diagramm etwas anders gezeichnet werden muss.

von denen, wo eine grössere Zahl von Staubfäden durch Verzweigung dialer Staubblätter entsteht, ein Vorgang, der bei den Dicotylen in versch Abtheilungen, zuweilen in ganzen Familien constant vorkommt; so z. B. Dilleniaceen Fig. 430, den Aurantiaceen Fig. 431, den Tiliaceen Fig. 432, Gruppe von Antherenzeichen zu einem staminalen Primordium gehört; i Fällen ist die Zahl der Primordien gleich der der Corollen- und Kelch doch kommt es vor, dass sie kleiner wird als diese (wie bei Hypericum pe mit drei Staubbündeln in der pentameren Blüthe), dass also eine Vermehr Staubfäden mit einer Verminderung der typischen Zahl der Staubblätter den ist.

Viel seltener als die Verzweigung der Stamina ist die der Carpell deutlich ausgesprochen findet sie sich bei den Malvaceen, wo typisch fünf vorkommen, die sich auch häufig genug (z. B. bei Hibiscus) als solche au bei manchen Gattungen jedoch (Malope, Malva, Althaea u. a.) entstehen z fünf primordiale Carpellanlagen in Form niederer Wülste, die aber sel schon jeder eine grössere Zahl von neben einander liegenden Auswüchsen deren jeder einen Griffel und eine einsamige Nische des eigenthümlich ge Gynaeceums erzeugt (vergl. Payer, organogénie Taf. 6—8).

Diese kurzen Andeutungen werden genügend zeigen, welcher Abänd die Zahlen- und Stellungsverhältnisse fähig sind, die sich unter den Au $KnCnAn(+n+\cdot\cdot)Gn(+m)$ zusammenfassen lassen, der, wie schon erwäh wiegend die Blüthen mit fünfgliedrigen und echten viergliedrigen Kreisen u den rein tetrameren Blüthen schliessen sich nicht nur die achtgliedrigen (chauxia), sondern auch solche mit zweigliedrigen Quirlen an, unter denen ders die Oenotheren zu nennen sind; unter diesen ist z. B. Epilobium n Formel $K2+2K\times4A4\cdot4G4$, Circaea nach der $K2C2A2G2$ gebaut; auc mit $K2+2C\times4A4G2$ ist hierher zu rechnen; obgleich bei Epilobium un der Kelch von zwei Kreisen gebildet wird, so folgen auf diesen aus zwei sirten Paaren dargestellten Scheinquirl die folgenden Kreise doch gerade ob es ein echter viergliedriger Quirl wäre. — Bei anderen zwei- und viergli Blüthen tritt aber schon eine beträchtlichere Abweichung ein, insofern a zweigliedrige Hüllkreise, die sich gleichartig als viergliedriger Kelch oder ausbilden, sogleich ein Staubblattwirtel folgt, der diesem aus zwei dec Paaren zusammengesetzten Scheinquirl superponirt ist, wie bei Urtica un ren Urticaceen und den Proteaceen mit der Formel $K2+2A4G1$ (Fig. 339)

Unter den zweigliedrigen und den dreigliedrigen Blüthen der Ordn Polycarpicae und Cruciflorae, wo sie vorzugsweise vollkommen entwicke herrscht eine Neigung, zur Bildung des Kelches, der Corolle, des Andro und zuweilen selbst des Gynaeceums mehr als je einen Kreis zu verwend sich durch die allgemeine Formel: $Kp(+p+\cdot\cdot(Cp(+p+\cdot\cdot)Ap(+p+\cdot\cdot)Gp(+$ ausdrücken lässt; z. B.

Fumariaceen: $K2+2A2+:G2$

Berberideen:

Epimedium: $K2+2C2+2A2+2G1$

Berberis: $K3+3C3+3A3+3G1$

Podophyllum: $K3C3+3^2A3^3+3G1$.

Cruciferen: $K2+2C\times4A2+2^2G2(+2)$.

Sehr mannigfaltige Beispiele für diese allgemeine Formel bietet die Familie er Menispermeen, bei denen die Kreise bald drei-, bald zweigliedrig sind, zu- reilen sogar in einer Blüthe zwei- und dreigliedrige vorkommen, und wo fast edes beliebige Glied durch Abortus verschwinden kann [1].

Neben den hier genannten dreigliedrigen Blüthen giebt es aber auch solche, ie sich der zuerst betrachteten allgemeinen Formel $KnCnAn(+n)Gn(-m)$ an- chliessen, wie z. B. Rheum mit $K3C3A3^2+3G3$; noch andere dreigliedrige Blü- ien scheinen aber einem dritten Typus anzugehören, wie Asarum mit $K3A3+6G6$.

Wenn die Anzahl der Kreise im Androeceum sich beträchtlich steigert, so ge- chieht es nicht selten, dass dann auch die Gliederzahl der Kreise sich ändert und erwickelte Alternation derselben eintritt; Blüthen von sonst ganz verschiedenem au verhalten sich in dieser Beziehung ähnlich, wie die 'apaveraceen einerseits (Fig. 433), die Cistineen und viele osaceen andrerseits zeigen.



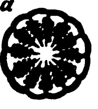


Fig. 433. Papaveraceen *A* Chelidonium, *a* Papaver.

Wie bei den Monocotylen geht auch bei vielen Dico- ylen die Vereinfachung der Blüthen oft so weit, dass jede inzelne entweder nur aus einem Fruchtknoten mit einem der einigen Staubgefässen, oder bei diclinischer Aus- bildung gar nur aus je einem Fruchtknoten und je einem der mehreren Staubgefässen besteht, während das Peri- gon entweder ganz fehlt, wie bei den Piperaceen (Salix), oder auf ein napfartiges Gebilde (Populus, Cannabineen ♀), oder auf haarähnliche Schuppen zwischen den, verschie- dene Blüthen repräsentirenden Geschlechtstheilen reducirt ist (Platanus). Derartige Blüthen sind gewöhnlich sehr klein und meist in reichblüthige Inflorescenzen (Köpfchen, Aehren, Kätzchen) dicht zusammengedrängt. In manchen Fällen kann es selbst fraglich scheinen, ob man einen Blüthenstand oder eine einzelne Blüthe vor sich hat, wie bei der Gattung Euphorbia (vergl. Payer l. c. p. 529).

Die Ausbildung der einzelnen Blüthentheile und die Gesammtform der Blü- then im entwickelten Zustand ist so mannigfaltig, dass sich kaum etwas Allge- meines darüber aussagen lässt. Den Dicotylen eigenthümlich ist das Auftreten perigynischer Blüthen und, was auf ähnlichen Wachthumsvorgängan basirt, das Vorkommen ausgehöhlter Inflorescenzaxen (Feige und ähnliche Bildungen) und der Cupula in einzelnen Familien.

8) Die Samenknospen zeigen bei den verschiedenen Abtheilungen der Dicotylen alle die Verschiedenheiten, welche in der Einleitung p. 491 ff. bereits erwähnt worden sind; häufig ist hier, zumal bei den Gamopetalen, der Knospen- kern nur mit einem Integument umhüllt, das dann oft vor der Befruchtung sehr dick ist; andrerseits kommt aber auch das dritte Integument, der Samenmantel, hier weit häufiger vor, als bei den Monocotylen; sind zwei Integumente vorhan- den, so betheiligt sich, abweichend von den meisten Monocotylen, dass äussere an der Bildung der Micropyle, es umschliesst den Eingang zu dieser, das Exostom. — Bei manchen Schmarotzern sind die Samenknospen rudimantär, bei vielen Bala-

---

1) Eichler über die Menispermaceen: Denkschrift der K. bayer. Ges. Regensburg 1864, owie Payer, organogénie. Taf. 45—49 und Eichler, Flora. 1865, No. 2—8 ff.

umhüllten auf einen nackten, wenigzelligen Knospenkern reducirt, bei den Loranthaceen aus dem Gewebe der Blüthenaxe im unterständigen Fruchtknoten verwachsen.

9) Der Embryosack verhält sich bei der Mehrzahl der Dicotylen vor und nach der Befruchtung ähnlich wie bei den Monocotylen, das Endosperm wird meist durch freie Zellbildung angelegt und durch wiederholte Theilungen der so entstandenen primären Zellen zu einem mehr oder minder massigen Gewebe umgebildet, welches entweder sehr frühe schon, vor Entstehung des vielzelligen Embryokügelchens, oder erst später den Embryosack erfüllt. Bei einer sehr beträchtlichen Anzahl von Familien, welche ganz verschiedenen Gruppen angehören, zeigt aber der Embryosack einerseits auffallende Wachsthumserscheinungen, oft vor der Befruchtung namhafte Verlängerung bis zur dünnen Schlauchform und nach der Befruchtung das Austreiben einzelner oder zahlreicher blinddarmartiger Aussackungen, welche seitlich in das Gewebe des Kerns und der Integumente zerstörend eindringen oder selbst frei aus der Samenknospe hervortreten (Pedicularis, Lathraea, Thesium u. a.): andrerseits wird bei derartigen Pflanzen das Endosperm durch Theilung angelegt: dabei treten nach Hofmeister folgende Verschiedenheiten hervor: »der ganze Innenraum des Embryosackes verhält sich als Anfangszelle des Endosperms bei den Asarineen, Aristolochiaceen, Balanophoreen, Pyrolaceen, Monotropeen: die erste Theilung des Sackes erfolgt durch eine ihn in zwei ziemlich gleiche Hälften scheidende Wand, deren jede einen Zellkern einschliesst, und deren jede mindestens noch einmal Tochterzellen bildet. — Dagegen nimmt die Anfangszelle des Endosperms das obere Ende des Embryosackes ein; es erscheint der eben befruchtete Embryosack durch eine Querwand in zwei Hälften geschieden, deren obere durch eine Reihe von Zweitheilungen zum Endosperm sich umwandelt, während in der unteren keine solche Zelltheilung stattfindet bei Viscum, Thesium, Lathraea, Rhinanthus, Mazus, Melampyrum, Globularia; — sie (die Anfangszelle des Endosperms) füllt die Mittelgegend des Embryosackes aus bei Veronica, den Labiaten, Nemophila, Pedicularis, Plantago, Campanula, Loasa; das untere Ende desselben bei Loranthus, Acanthus, Catalpa, Hebenstreitia, Verbena, Vaccinium.« — Bei Nymphaea, Nuphar, Ceratophyllum wird das obere Ende des Embryosackes bald nach der Befruchtung durch eine Querwand von dem übrigen Raum abgeschieden, und nur in jenem oberen, auch die »Keimbläschen« einschliessenden Theile findet die weitere Bildung von Tochterzellen (Endosperm) statt: diese Endospermbildung ist aber von der der oben aufgezählten Pflanzen dadurch verschieden, dass sie in der oberen Theilhälfte des Embryosackes durch freie Zellbildung eingeleitet wird (Hofmeister).

Mit Ausnahme von Cuscuta, deren Endosperm durch freie Zellbildung entsteht, gehört zu den Pflanzen, deren Endosperm durch Theilung gebildet wird, die weit überwiegende Mehrzahl der echten Parasiten und der Humusbewohner.

Nur schwache Andeutungen von Endospermbildung finden sich bei Tropaeolum und Trapa (nach Hofmeister).

10) Die Embryobildung der Dicotylen wurde schon in der Einleitung zu den Angiospermen bei Fig. 372 nach den neueren Untersuchungen Hanstein's

---

1) Hofmeister: Jahrb. f. wiss. Bot. I, p. 185 und Abhandl. d. K. Sächs. Ges. d. Wiss. VI, p. 536.

Vesentlichen erläutert; hier ist nur noch hervorzuheben, dass bei den chloro-llfreien Schmarotzern und einigen Humusbewohnern die Samenreife eintritt, or der Embryo über den Zustand eines äusserlich noch ungegliederten rund-en Gewebekörperchens hinausgediehen ist (Monotropa, Pyrola, Balanophoren, lesiaceen, Orobanche).

a Bezüglich der Gewebebildung[1], beschränke ich mich auch hier auf die rstellung des Verhaltens der Fibrovasalstränge und des Dickenwachsthums im Stamme.

Abgesehen von einigen einfach gebauten Wasserpflanzen, bei denen ein axiler Fibro-salcylinder den Stamm durchläuft und im Gipfel desselben sich als stammeigener Strang ·bildet, an welchen sich die später entstehenden Stränge der Blätter anlegen (Hippuris, drovandia, Ceratophyllum, z. Th. auch Trapa nach Sanio) ist es die allgemeine Regel, dass erst gemeinsame Stränge entstehen, deren aufsteigende Schenkel in kräftigere Laub-ätter meist in Mehrzahl eintreten, um im Blattstiel und Mittelnerv derselben meist isolirt ben einander zu verlaufen[2], und in der Lamina die Stränge für die Nervatur abzugeben. — e in den Stamm hinabsteigenden Schenkel, e Blattspurstränge, laufen meist durch ehrere Internodien abwärts, indem sie sich vischen die oberen Partieen älterer Blatt-uren einschieben und zuweilen (Fig. 434) alten, bevor sie sich an die letzteren tiefer nten seitlich anlegen und mit ihnen ver-chmelzen. Zuweilen (z. B. bei Iberis erfährt abei jeder Strang im Stamme eine Drehung mmer nach derselben Seite hin, so dass die ympodial verschmolzenen Blattspuren ver-chieden hoher Blätter innerhalb der Stamm-inde schraubig gewunden emporsteigen; häufig aber laufen sie parallel mit der Axen-linie des Stammes, bis sie am unteren Ende mit tieferen Strängen anastomosiren. — Die Blattspurstränge biegen nicht tief in das in-nere Gewebe des Stammes ein, sie wenden sich nach abwärts und verlaufen unter sich parallel und von der Stammoberfläche überall gleich weit entfernt, so dass sie in einer mit dieser letzteren concentrischen Schicht liegen, die im Querschnitt als ein Ring erscheint, durch welchen das Grundgewebe im Mark und primäre Rinde geschieden wird; die zwischen den Strängen liegenden Partien des Grund-gewebes erscheinen im Querschnitt als radiale Verbindungen beider, als sogen. Markverbin-dungen oder primäre Markstrahlen. Findet ein nachträgliches Dickenwachsthum nicht statt,

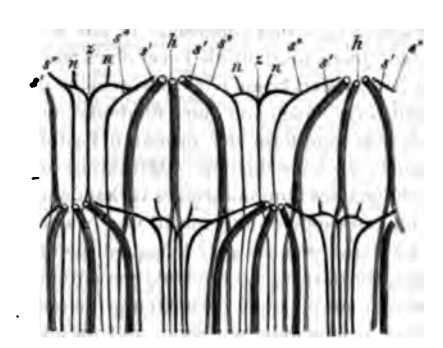


Fig. 434. Sambucus Ebulum: die Blattspurstränge in zwei Internodien; sie liegen in einer Cylinderfläche, die hier auf eine Ebene ausgebreitet ist; jedes Inter-nodium trägt zwei opponirte Blätter, jedes Blatt em-pfängt aus dem Stamme je einen mittleren Strang *h h* und je zwei starke seitliche Stränge *s' s'*; die abstei-genden Stränge spalten sich unten, und ihre Schenkel treten in die Zwischenräume der tieferen Stränge ein. Ausserdem sind dünnere Stränge *s'' s''* vorhanden, die durch horizontale Zweige verbunden sind, aus diesen steigen Stränge *n n* in die Nebenblätter auf. (Nach Hanstein).

1) Vergl. Hanstein: Jahrb. f. wiss. Bot. I, p. 233 ff. und die gürtelförmigen Gefässstrang-bindungen (Abh. d. Berliner Akad. 1857, 1858). — Nägeli: Beiträge zur wiss. Bot. Leipzig. H. I. 1858; ferner: Dickenwachsthum und Anordnung der Gefässstränge bei den Sapindaceen. nchen 1864. — Sanio: Bot. Zeitg. 1864, p. 193 ff. und 1865, p. 165 ff. — Eichler: Denk-rift d. K. bayer. bot. Ges. Bd. V, Heft I, p. 20 (Regensburg 1864).

2) Wenn in einem Blattstiel mehrere Stränge eintreten, so bleiben sie für gewöhnlich durch ndgewebe weit getrennt; zuweilen aber, wie bei Ficus carica ordnen sich die Stränge im rschnitt des Blattstiels in einen Kreis und bilden einen geschlossenen Hohlcylinder, der das ndgewebe des Blattstiels in Mark und Rinde scheidet; im Mark des Blattstiels verlaufen bei Feige sogar noch vereinzelte Bündel, wie in manchen Dicotylenstämmen.

so hat es bei diesem Verhalten sein Bewenden; gewöhnlich aber, auch bei einjährigen (Helianthus, Brassica u. a.) und immer bei mehrjährigen verholzenden Stämmen und Zweigen, beginnt nach der Streckung der Internodien das nachträgliche Dickenwachsthum; zwischen dem nach aussen liegenden Phloëm und dem der Stammaxe zugekehrten Xylem der Blattspurstränge bildet sich je eine Cambiumschicht; die in einem Ring neben einander liegenden Cambiumlagen der anfangs noch durch die Markverbindungen getrennten Stränge vereinigen sich zu einem geschlossenen Cambiumring (Cambiummantel), indem durch Theilungen der zwischenliegenden Zellen der Markverbindungen Interfasciculacambium entsteht, welches die Zwischenräume zwischen den einzelnen Lagen des Fasciculacambiums überbrückt (vergl. Fig. 82, p. 98). Der so entstandene Cambiumring erzeugt nach aussen hin Phloëm-, nach innen hin Xylemschichten, indem er selbst beständig an Umfang zunimmt; alles vom Cambiumring auf der Rindenseite gebildete Gewebe kann nun als secundäre Rinde, alles nach innen hin gebildete Xylem als secundäres Holz bezeichnet werden, im Gegensatz zu der primären (nur aus Grundgewebe bestehenden) Rinde und andrerseits zu dem primären Holz, welches aus den isolirten Xylembündeln der Blattspurstränge besteht, die schon vor der Entstehung des Cambiumringes vorhanden waren; während das aus dem letzteren hervorgegangene Holz einen Hohlcylinder darstellt, springen jene primären Xylembündel auf seiner Innenseite in das Mark hinein als Leisten vor und ertheilen diesem auf dem Querschnitt oft die Form eines Sternes; die Gesammtheit dieser primären Xylembündel wird als Markkrone oder Markscheide zusammengefasst, und man darf in demselben Sinne mit Nägeli auch von einer Rindenkrone oder Rindenscheide reden, mit welchem Ausdruck die Gesammtform der primären Bastbündel an der Grenze von primärer und secundärer Rinde zu verstehen ist. Markkrone und Rindenkrone haben als die schon vor der Entstehung des Cambiumringes vorhandenen fibrovasalen Gewebemassen das Längenwachsthum der Internodien mitgemacht und bestehen daher aus meist sehr langen Elementargebilden: die Markkrone aus sehr langgliedrigen Ring-, Spiral- und Netzgefässen untermischt mit langen Holzfasern, die Rindenkrone enthält in ihren durch die Umfangszunahme des Stammes weiter aus einander gerückten primären Phloëmbündeln lange Bastfasern, oft stark verdickt, aber geschmeidig nnd lang; mit diesen oder ohne sie lange Cambiformzellen und langgliedrige Bastgefässe (Gitter- und Siebröhren). Die aus dem Cambium entstandenen Elemente der secundären Rinde wie des secundären Holzes sind kürzer; dem letzteren fehlen die Ring- und Spriralgefässe, die fortan durch kurzgliedrige, weitere gehöftgetüpfelte Gefässe ersetzt sind, umgeben von Holzfasern, untermischt mit Holzparenchym (vergl. p. 101). Die secundäre Rinde bildet endweder wiederholt Schichten von dickwandigen Bastfasern neben dünnwandigen, z. Th. parenchymatischen Phloëmmassen, oder nur diese letzteren, oder die mannigfaltigsten Gemenge beider; durch Periderm- und Borkebildung wird schliesslich gewöhnlich die primäre Rinde sammt der Epidermis beseitigt, doch können diese zuweilen auch einem beträchtlichen Dickenwachsthum durch Umfangszunahme verbunden mit radialen Längstheilungen folgen (Viscum, Helianthus annuus u. a.). — Die durch die Thätigkeit des Cambiumringes entstandenen Holz- und Phloëmmassen zeigen sich durch secundäre Markstrahlen in radialer Richtung longitudinal zerklüftet; sie bestehen aus horizontal liegenden Zellen, welche im Holz nicht immer verholzt, in der secundären Rinde meist weich und parenchymatisch sind, dort Xylemstrahlen, hier Phloëmstrahlen heissen und immer zur Aufnahme assimilirter Stoffe geeignet sind; in dem Grade als der Cambiumring an Umfang zunimmt, mehrt sich ihre Zahl, die späteren Holzlagen sind von immer zahlreicheren Strahlen durchklüftet; eine oder mehrere Zellschichten dick, stellen sie dünne, oben und unten ausgekeilte Platten dar, die auf dem Längsschnitt als radiale bandartige Gebilde (Spiegelfasern) erscheinen; auf dem Tangentialschnitt sieht man die longitudinal verlaufenden Fibrovasalmassen ihnen ausweichen, ein Netzwerk langgezogener Maschen bilden (besonders schön z. B. an ausgefaulten Kohlstämmen u. a.); die Strahlen wachsen gleich den Fibrovasalmassen durch den Cambiumring nach aussen und innen, und indem dieser an Umfang zunimmt, erzeugt er zwischen den schon vorhandenen neue.

Wenn das Dickenwachsthum des Stammes periodisch erlischt und wieder mit der neuen Vegetationsperiode neu auflebt, wie bei unseren Holzpflanzen, so wird in jeder Vegetationsperiode eine Holzschicht (meist auch eine secundäre Rindenschicht) gebildet, die sich von der des vorigen und des folgenden Jahres scharf abgrenzt und **Jahresring** des Holzes genannt wird. Gewöhnlich sind die Jahresringe mit blossem Auge sehr deutlich zu erkennen, weil die im Beginn jeder Vegetationsperiode gebildete Holzmasse ein anderes Aussehen hat (lockerer, bei Laubhölzern meist gefässreicher ist) als die im Herbst gebildete (dichtere). Das Frühjahrsholz besteht aus weiteren Zellen als das Herbstholz, besonders ist der radiale Durchmesser der im Frühjahr gebildeten Zellen grösser als derer des Herbstes; die letzteren erscheinen von innen nach aussen zusammengedrückt und tangential breit; ihre Lumina sind kleiner, ihre Wandungsmasse also bei gleichem Querschnitt mehr vorwiegend, ein gegebenes Volumen von Herbstholz also dichter als ein gleiches Volumen Frühjahrsholz[1]). Während durch diese Art des Dickenwachsthums die Dicotylen von den Monocotylen weit abweichen, stimmen sie dagegen eben hierin mit den Gymnospermen fast genau überein, nur dass diesen im secundären Holz die kleinporigen, kurzgliedrigen weiten Gefässe fehlen, in welcher Hinsicht jedoch Ephedra den Uebergang zu den Dicotylen vermittelt (Mohl); auch zeigt sich eine gewisse Bevorzugung der Organisation der Dicotylen in der grösseren Mannigfaltigkeit der Zellform, aus denen Xylem und Phloëm sich zusammensetzen.

Von diesem normalen Verhalten weichen nun zunächst die Sapindaceen in sehr auffallender Weise ab. Manche unter ihnen sind normal gebaut, bei anderen aber zeigt der Querschnitt des Stammes ausserhalb des gewöhnlichen Holzringes noch mehrere in der secundären Rinde liegende, kleinere in sich geschlossene Holzringe von verschiedenem Umriss; jeder der letzteren wächst gleich jenem durch eine ihn umgebende Cambiumschicht in die Dicke fort. Nägeli nimmt an, die erste Ursache dieses Verhaltens liege darin, dass die primären Fibrovasalstränge des Stammes auf dem Querschnitt nicht in einem Kreise liegen, sondern gruppenweise mehr nach aussen oder innen. Wenn nun die Cambiumüberbrückungen im Grundgewebe sich bilden, so werden die isolirten Stränge, je nach ihrer Gruppirung auf dem Querschnitt, zu einem (Paullinia) oder mehreren (Serjana) geschlossenen Ringen verbunden.

Eine grössere Zahl von verschiedenen Abweichungen des normalen Stammbaues wird aber bei verschiedenen Familien dadurch herbeigeführt, dass ausser den Blattspursträngen im Stamm noch andere stammeigene Stränge von späterem Ursprung auftreten, und zwar entweder innerhalb des primären Markes oder ausserhalb des Ringes, in welchem die Blattspurstränge liegen. Die genauere Kenntniss dieser Fälle verdankt man z. Th. Nägeli, ganz besonders aber den sehr ausführlichen Arbeiten Sanio's, auf welche ich vorzugsweise neben eigenen Beobachtungen, die hier folgenden kurzen Andeutungen stütze, ohne auf weitläufige Einzelheiten eingehen zu können; besonders muss ich es mir versagen, das Verhalten des Sanio'schen Verdickungsringes oder Nägeli'schen Meristemringes, in welchem die Bündel entstehen, genauer darzulegen, da diess ohne grosse Weitläufigkeiten nicht angeht.

---

1) Die Ursache dieser Verschiedenheit ist bisher nicht bekannt, ich vermuthe jedoch, dass sie einfach auf dem veränderlichen Druck beruht, den das Cambium und Holz von der umgebenden Rinde erfährt; dieser Druck ist im Frühjahr geringer und steigert sich bis zum Herbst immer mehr; ich habe dafür keine directen Messungen, schliesse es aber daraus, dass die Längsrisse der Borke im Februar und März sich erweitern, wie man deutlich am Quercus, Acer, Populus, Juglans u. a. sieht; worauf dieses beruht, will ich hier nicht erörtern, aber jedenfalls wird die Borke, deren Längsrisse im Winter sich erweitert haben, im Frühjahr einen geringeren Druck auf das Cambium üben, die Holzzellen können sich also radial leichter ausdehnen; durch die Verdickung des Holzringes einerseits, durch die Austrocknung der Borke im Sommer andererseits, muss der Druck, den sie auf das Cambium übt, immerfort steigen und das radiale Wachsthum der jungen Herbstholzzellen beeinträchtigen. Weitere Untersuchungen, die ich mir vorbehalte, werden zeigen, ob meine Theorie richtig ist. — Diese, bereits in der 1. Aufl. ausgesprochene Vermuthung hat in jüngster Zeit durch Untersuchungen von Hugo de Vries volle Bestätigung gefunden; vergl. Flora 1872, Nr. 16 u. unser III. Buch § 15.

Die hierher gehörigen Vorkommnisse lassen sich in zwei Gruppen eintheilen, je nachdem die secundären, stammeigenen Stränge innerhalb des Kreises der Blattspurstränge oder ausserhalb desselben entstehen; Sanio nennt jenes die endogene, dieses die exogene Bildung.

Erste Gruppe: die stammeigenen secundären Stränge bilden sich ausserhalb der Blattspurstränge (exogen).

a. Die Blattspuren liegen nahe der Stammaxe und bleiben mehr oder weniger isolirt, während die stammeigenen secundären Stränge einem geschlossenen, nach aussen fortwachsenden Cambiumringe (ursprünglich einem Verdickungsringe in Sanio's Sinne) angehören; so bei Mirabilis, Amaranthus, Atriplex, Phytolacca.

b. Die Blattspuren liegen auf dem Querschnitt in einem Ring und wachsen durch einen geschlossenen Cambiumring fort, der aber bald erlischt; es tritt dann ausserhalb des erloschenen Cambiumringes ein neuer auf, nach dessen Erlöschen abermals weiter aussen ein neuer Cambiumring sich constituirt; es entstehen somit mehrere, nach und nach an Zahl zunehmende Kreise von Fibrovasalsträngen: bei vielen Menispermen (z. B. Cocculus) bildet sich der neue äussere Gefässbündelkreis sammt seinem Cambiumringe in einem Meristemringe, der in der primären Rinde, also ausserhalb des primären Bastes liegt, ein Vorgang, der sich in der immer fortwachsenden primären Rinde wiederholt (Nägeli); bei Phytolacca dagegen und (nach Eichler) auch bei den Dilleniaceen, Bauhinien, Polygaleen (Securidaca, Comesperma), Cissus und Phytocrene entstehen die successiven Bündelkreise in der secundären Rinde (Epenrinde Nägeli's). Phytolacca schliesst sich ausserdem noch an die unter a. genannten Fälle dadurch an, dass die ersten Bündel (nach Nägeli l. c. 44, also doch wohl die Blattspuren) im Mark isolirt liegen, und dass schon die erste geschlossene, sie umgebende Ring ein secundäres Erzeugniss des Dickenwachsthums ist.

Zweite Gruppe: Die secundären stammeigenen Stränge entstehen frühzeitig nach den Blartspursträngen weiter einwärts von diesen, näher der Stammaxe (endogen).

a. Sowohl die Blattspuren, wie die secundären endogenen Stränge bleiben isolirt, sie werden nicht durch einen geschlossenen Cambiumring verbunden, anastomosiren aber mit einander, so bei Cucurbita, Nymphaeaceen, Papaver (?), der Querschnitt des Stammes ähnelt mehr oder weniger dem eines monocotylen, besonders bei Nymphaeaceen.

b. Die Blattspurstränge (also die primären Bündel) liegen auf dem Querschnitt in einem Ring und sind durch einen Cambiumring verbunden, die secundären, stammeigenen Stränge entstehen frühzeitig schon im Mark und bleiben isolirt, auf dem Querschnitt zerstreut, in den Stammknoten anastomosiren sie unter sich und mit den Blattspursträngen (Piperaceen, Begoniaceen, Aralia (Sanio).

Die Zellformen des Phloëms und Xylems der Dicotylen wurden schon p. 401 ff. im Allgemeinen charakterisirt. Hier sei nur zweier eigenthümlichen Vorkommnisse gedacht: bei den Cucurbitaceen, manchen Solaneen, Nerium (in gewissem Sinne auch bei Tecoma radicans) u. a. findet sich nicht nur auf der Aussenseite, sondern auch auf der Innenseite der Fibrovasalstränge ein Phloëmtheil, der besonders bei den Cucurbitaceen stark entwickelt ist. — Die markständigen, isolirten, von dem Holzring umschlossenen Stränge zeigen zuweilen eine abweichende Anordnung ihres Phloëm- und Xylemtheils; so zeigt Aralia racemosa nach Sanio innerhalb des äusseren, durch einen Cambiumring sich fortbildenden Kreises einen inneren (endogenen) Kreis von geschlossenen Fibrovasalsträngen, deren Xylem der Peripherie, deren Phloëm der Axe des Stammes zugekehrt ist. Die isolirten Stränge im Mark von Phytolacca dioica dagegen bestehen nach Nägeli auf dem Querschnitt aus einem Hohlcylinder von Holz, der das Phloëm allseitig umgiebt und selbst von Xylemstrahlen durchbrochen ist. Auch die markständigen isolirten Stränge in der Inflorescenzspindel von Ricinus communis bestehen aus einem dünnen axilen Strang von Phloëm (?), welcher von einer Scheide strahlig angeordneter Zellen (Xylem?) umgeben wird.

Eine Collenchymschicht unter der Epidermis der Internodien und Blattstiele ist bei den Dicotylen sehr verbreitet.

b) Die systematische Gruppirung der Dicotylen ist gegenwärtig so weit befriedigend durchgeführt, dass die als Familien[1]) bezeichneten kleineren Gruppen, die meist sehr nahe verwandte Gattungen umfassen, in grössere Gruppen oder Ordnungen vereinigt sind, so dass nur wenige Familien noch vereinzelt dastehen. Auch die Mehrzahl der Ordnungen lässt sich wieder in umfassendere Gruppen zusammenstellen, die offenbar durch wirkliche Verwandtschaft zusammengehalten werden; wie viele solcher Verwandtschaftskreise aufzustellen sind, welches die Hauptgliederung der ganzen Classe nach den Anforderungen der wissenschaftlichen Systematik sei, darüber ist aber bis jetzt eine Einigung nicht erzielt: Die von De Candolle und Endlicher[2]) angenommene Gruppirung aller Dicotylen in drei Abtheilungen: Apetalae, Gamopetalae und Eleutheropetalae ist jetzt ziemlich allgemein aufgegeben, wenn auch in Rücksicht auf practische Zwecke noch vielfach in Gebrauch; A. Braun[3]) hat den grössten Theil der früheren Apetalen den Eleutheropetalen eingereiht, und J. Hanstein[4], auch noch den Rest unter diese vertheilt, so dass die ganze Classe nur noch zwei Unterclassen: Gamopetale und Eleutheropetalae enthält. Durch diese Theilung wird jedoch der Frage, ob eine dicotyle Pflanze eine gamopetale oder eleutheropetale Corolle besitzt, eine allzugrosse Bedeutung eingeräumt, wenn man bedenkt, das andererseits innerhalb der Abtheilung der Eleutheropetalen selbst Blüthenbildungen vorkommen, die nicht nur in dieser Hinsicht, sondern auch in jeder anderen Beziehung weit von einander abweichen, während gleichzeitig zwischen einzelnen Abtheilungen der Eleutheropetalen und den Gamopetalen die intimsten Verwandtschaftsverhältnisse obwalten. Ich halte es daher für zweckmässig, bei der Feststellung der grössten Abtheilungen unserer Classe andere Eintheilungsgründe geltend zu machen, und das von der Verwachsung oder Nichtverwachsung der Petala hergenommene Argument für die Unterabtheilung der grössten, mit zwei Hüllkreisen versehenen Gruppe zu verwenden. Bei der hier folgenden Eintheilung erscheint die Classe ohne Weiteres in fünf systematisch oder morphologisch gleichberechtigte Abtheilungen gespalten, die man sich nicht sowohl in einer Reihe hinter einander, als vielmehr in Form mehrerer neben einander hinlaufender Reihen zu denken hätte. Diese Eintheilung hat, wie ich glaube, auch einen practischen Vorzug, indem die ausserordentlich grosse Zahl der Familien und Ordnungen von dem Gedächtniss und der Phantasie leichter bewältigt wird, wenn sie sofort in mehreren umfassenden gleichberechtigten Gruppen auftreten.

Dicotyledonen.

I. Julifloren;
- A) Piperinen,
- B) Urticinen,
- C) Amentaceen.

II. Monochlamydeen:
- A) Serpentarien,
- B) Rhizantheen.

III. Aphanocyclische:
- A) Hydropeltidinen;
- B) Polycarpen,
- C) Crucifloren.

---

1) Für das Studium der Familiendiagnose ist sehr zu empfehlen: Traité général de Botanique descriptive et analytique par Maout et Decaisne (Paris 1868, mit sehr vielen Abbildgn.).

2) Endlicher, Genera plantarum secundum ordines nat. disposita. Vindobonae 1836—1840, und Enchiridion botanicum. Lipsiae—Viennae 1841.

3) A. Braun: Uebersicht des nat. Systems in der Flora der Provinz Brandenburg von Ascherson (1864).

4) Hanstein: Uebersicht des nat. Pflanzensystems. Bonn 1867, der ich in der 1. Aufl. dieses Buches mit geringen Abweigungen gefolgt bin. — Vergl. auch Griesebach: Grundriss der system. Botanik.

IV. Tetracyclische;
α) Gamopetalen:
A) Anisocarpe,
B) Isocarpe.
β) Eleutheropetalen:
C) Eucyclische,
D) Centrospermen,
E) Discophoren.
V. Perigynische:
A) Calycifloren,
B) Corollifloren.

Die mit grossen Buchstaben versehenen Abtheilungen entsprechen z. Th. einzelnen Ordnungen, z. Th. auch ganzen Reihen von Ordnungen der oben genannten Systeme.

I. Julifloren.

Sehr kleine oder unscheinbare Blüthen in dichten Inflorescenzen, Aehren, Köpfchen, seltener Rispen, oft von sehr eigenthümlicher Form zusammengedrängt. Die Blüthen nackt oder mit einfacher, kelchähnlicher Hülle, meist diclinisch, die männlichen und weiblichen oft verschieden. — Die Blätter einfach.

A) Piperinen: Blüthen sehr klein, in dichten Aehren, von Deckblättern gestützt, ohne Perigon; der kleine Embryo liegt von Endosperm umgeben in einer Vertiefung des reichlichen Perisperms. — Kräuter und Sträucher, oft mit verticillirten Blättern.

Familien: 1) Piperaceen,
2) Saurureen,
3) Chlorantheen.

B) Urticinen: Mit kelchartigem, einfachem, 3—5theiligen, zuweilen fehlendem Perigon; Staubblätter den Perigontheilen superponirt; Blüthen zwitterig oder diclinisch und dann männliche und weibliche verschieden (3), meist in dicht gedrängten Blüthenständen, diese ährig, doldig, Köpfchen (2), zuweilen rispig (3), nicht selten zu eigenthümlichen Scheinfrüchten sich entwickelnd (Morus, Ficus, Dorstenia, Artocarpus). Frucht meist ein-, selten zweifächerig, Fächer mit einer, selten zwei Samenknospen. Meist mit Endosperm. — Kräftige Stauden oder Bäume, Blätter gestielt, meist mit Nebenblättern.

Familien: 1) Urticaceen,
Urticeen,
Moreen,
Artocarpeen,
2) Plataneen,
3) Cannabineen,
4) Ulmaceen (incl. Celtideen).

C) Amentaceen: Blüthen diclinisch; epigynisch; in zusammengezogenen Rispen (Scheinähren), die weibliche wenigblüthige Inflorescenz bei 2) mit einer Cupula umgeben (1). Frucht eine einsamige, trockene Schliessfrucht, ohne Endosperm. — Bäume, mit abfallenden Nebenblättern.

Familien: 1) Betulaceen,
2) Cupuliferen.

II. Monochlamydeen.

Die ansehnlichen, grossen oder sehr grossen Blüthen bestehen aus einem einfachen mehr oder minder corollinischen, meist gamophyllen Perigon, einem oder mehr Staminalkreisen und einem polymeren Fruchtknoten, der aus ebenso viel oder doppelt so vielen Theilen besteht als das Perigon. Die Gliederzahl der Kreise richtet sich nach den Grundzahlen zwei, drei, vier, fünf und nimmt im Allgemeinen nach innen zu. Der meist unterständige Fruchtknoten trägt eine kurze dicke Griffelsäule, mit welcher in zwitterigen Blüthen

e Staubgefässe meist ganz oder theilweise verwachsen sind; oft sind die Blüthen diclinisch. ımen zahlreich.

A) Serpentarien: Kriechende oder schlingende dünnstengelige Pflanzen mit grossen, nfachen Laubblättern; Blüthenkreise zwei- und viergliedrig (1) oder drei- und sechs-iedrig, Perigontheile frei (1) oder zu einer Röhre verwachsen: Fruchtknoten vier- oder chsfächerig; Embryo klein, aber gegliedert.

Familien: 1) Nepentheen,
2) Aristolochieen,
2) Asarineen.

B) Rhizantheen: Chlorophyllfreie Wurzelschmarotzer ohne Laubblätter, mit meist formirtem Vegetationskörper und vereinzelten sehr grossen Blüthen oder kleinen Blüthen dichtem Stand (1); Kreise zwei- bis achtgliedrig (1), dreigliedrig (2) oder fünf- und zehn-iedrig (3): Fruchtknoten einfächerig oder achtfächerig (1) mit sehr eigenthümlicher Pla-nten- und Antherenbildung; sehr viele kleine Samen mit rudimentärem Embryo.

Familien: 1) Cytineen,
2) Hydnoreen,
3) Rafflesiaceen.

III. Aphanocyclische.

Spiralig gebaute, hemicyclische oder cyclische Blüthen, mit meist freien, unter sich cht oder nur im Gynaeceum verwachsenen Blattgebilden, die der Hülle meist deutlich in lch und Corolle gesondert; die Zahlenverhältnisse in den vier Blattformationen der Blüthe hr variabel, meist mehr Staubblätter als Hüllblätter, Carpelle gewöhnlich (einen,) mehrere ler sehr viele monocarpe Fruchtknoten bildend, bei C ein zwei- oder viertheiliger ober-ändiger Fruchtknoten. Samenknospen in den drei Abtheilungen hin und wieder aus der ınenfläche der Carpelle entspringend.

A) Hydropeltidinen: Wasserpflanze mit seitlichen, vereinzelten, meist grossen üthen, deren Hüllblätter und Stamina in variabler Zahl spiralig geordnet sind; mehrere onomere (1, 2) oder ein polymerer, vielfächeriger Fruchtknoten; Embryo klein, von spär-chem Endosperm umgeben in einer Vertiefung des Perisperms.

Familien: 1) Nelumbieen,
2) Cabombeen,
3) Nymphaeaceen.

B) Polycarpen: Spiralig oder cyclisch geordnete Blüthentheile, bei cyclischen Blü-ıen meist zwei- oder dreigliedrige Kreise, von denen auf jede Formation meist mehr als iner verwendet wird; selten tetracyclisch pentamer (2); Gynaeceum aus einem, mehreren der vielen monomeren Fruchtknoten gebildet: diese ein- bis vielsamig; Embryo klein, ndosperm keines (8), reichlich oder sehr gross (9).

Familien: 1) Ranunculaceen,
2) Dilleniaceen,
3) Schizandreen,
4) Annonaceen,
5) Magnoliaceen,
6) Berberideen,
7) Menispermeen,
8) Laurineen,
9) Myristiceen.

C) Crucifloren: Hüllkreise zweigliedrig, bei 3, 4 eine viergliedrige, diagonal ge-ellte Corolle; zwei oder mehr Staubblattkreise, diese selbst zweigliedrig oder durch zwei ıeilbar; ein zwei-, vier- oder mehrtheiliger Fruchtknoten. Same mit (1, 2) oder ohne ndosperm.

Familien: 1) Papaveraceen,

2) Fumariaceen,
3) Cruciferen,
4) Capparideen.

IV. Tetracyclische.

Blüthentheile immer streng cyclisch geordnet; typisch sind vier Kreise vorh wovon je einer auf Kelch, Corolle, Androeoeum und Gynaeceum kommt; die Krei typisch fünf-, selten viergliedrig (sehr selten zwei- oder achtgliedrig); jeder Kreis kar fehlen, oder einzelne Glieder abortiren; meist trifft diess die Stamina oder Carpelle. · mehrung der Stamina findet meist durch Interponirung eines vollzähligen oder unv digen Kreises zwischen die Glieder des typischen oder etwas auswärts von diesen sta durch Verdoppelung der Glieder, oder durch Verzweigung der primordialen Staubl Vermehrung der Staminalkreise selbst ist selten. Gewöhnlich alterniren die Kreise lich, doch sind nicht selten die Stamina den Corollentheilen superponirt. — In allen lungen herrscht Neigung zur Verminderung der Carpellzahl unter die der Hüllkreis häufig sind nur zwei, ein vorderes und ein hinteres, vorhanden. — Fast immer ei merer Fruchtknoten, unter- oder oberständig, einfächerig oder vielfächerig.

α) Gamopetalen (Sympetalen).

Die Blumenblätter am Grunde zu einer Röhre verwachsen; die Corolle fehlt niema

A) Anisocarpe Gamopetalen: Niemals Vermehrung der typischen Glie oder Kreiszahl; zuweilen abortirt der Kelch oder einzelne Staubgefässe und gewöhnli nur zwei Carpelle (ein hinteres und vorderes) oder drei vorhanden und zu einem I knoten verbunden [1]).

a) Hypogyne. Ordnung 1. Tubifloren.
Familien: 1) Convolvulaceen incl. Cuscuteen.
2) Polemoniaceen,
3) Hydrophylleen,
4) Borragineen,
5) Solaneen.

Ordnung 2. Labiatifloren.
Familien: 1) Scrophularien,
2) Bigoniceen,
3) Acanthaceen,
4) Gesneraceen,
5) Orobanchen,
6) Ramondieen,
7) Selagineen,
8) Globularieen,
9) Plantagineen,
10) Verbenaceen,
11) Labiaten.

Ordnung 3. Diandrae.
Familien: 1) Oleaceen,
2) Jasmineen.

Ordnung 4. Contorten.
Familien: 1) Genetianeen,
2) Loganiaceen,
3) Strychnaceen,
4) Apocyneen,
5) Asclepiadeen.

---

1) Die Ordnungen vorwiegend nach Braun und Hanstein.

pigyne. Ordnung 5. Aggregaten.

Familien: 1) Rubiaceen.
2) Caprifoliaceen,
3) Valerianeen,
4) Dipsaceen.

Ordnung 6. Synadrae.

Familien: 1) Cucurbitaceen,
2) Campanulaceen,
3) Lobeliaceen,
4) Goodeniaceen,
5) Stylidieen,
6) Calycereen,
7) Compositen.

socarpe Gamopetalen: Mit Ausnahme von Od. 1. F. 1, wo nur zwei mediane vorhanden sind, giebt es ebensoviel Carpelle, wie Kelch- und Corollentheile (meist ən vier), die zu einem meist oberständigen Fruchtknoten verwachsen. Verminde- Staubgefässzahl findet (mit Ausnahme von Od. 1. F. 1) nicht statt, bei Od. 2 u. 3 egen gewöhnlich ein vollzähliger Staminalkreis interponirt, bei Od. 1 sind die Sta- Corolle superponirt, und mehre Samen an einer emporragenden Axenplacenta im igen Fruchtknoten vorhanden, der bei Ord. 2 u. 3 vielfächerig und vielsamig ist.

ırdnung 1. Primulinen.

Familien: 1) Lentibularien,
2) Plumbagineen,
3) Primulaceen,
4) Myrsineen.

ırdnung 2. Diospyrinen.

Familien: 1) Sapotaceen,
2) Ebenaseen (incl. Styraceen).

ırdnung 3. Bicornes.

Familien: 1) Epacrideen,
2) Pyrolaceen,
3) Monotropeen,
4) Rhodoraceen,
5) Ericaceen,
6) Vaccinieen.

β) Eleutheropetalen (Dialypetalen).

Die Glieder der Corolle frei, zuweilen fehlschlagend.

:ucyclische Eleutheropetalen. Corolle fast immer vorhanden; Stamina fig durch Interponirung eines vollzähligen oder selbst verdoppelten Kreises (Od. 6, 7) dreimal so viel als Blumenblätter, oder durch Einschiebung eines unvollständigen nderszählig, als die Corolle (Od. 5); zuweilen Superponirung des isostemonen An- ns (Od. 4) oder Verzweigung der primordialen Staubblätter (besonders Od. 2, 3, 8). Carpelle oft gleich der der Kelch- und Blumenblätter (Od. 7, 8), häufig geringer ei, vier). Fruchtknoten einfächerig, mit wandständigen Placenten bei Od. 1, sonst ıerig. Samen meist ohne Endosperm.

)rdnung 1. Parietalen.

Familien: 1) Resedaceen,
2) Violaceen,
3) Monotropeen,
4) Loasaceen,
5) Turneraceen.

6) Papayaceen,
7) Passifloreen,
8) Bixaceen,
9) Samydeen,
10) Cistineen.

Ordnung 2. Guttiferen.
Familien: 1) Salicineen,
2) Tamariscineen,
3) Réaumuriaceen,
4) Hypericineen,
5) Clusiaceen,
6) Marcgraviaceen,
7) Ternstroemiaceen,
8) Chlaenaceen,
9) Dipterocarpeen.

Ordnung 3. Hesperiden.
Familien: 1) Aurantiaceen,
2) Meliaceen (incl. Cedrelaceen).
3) Humiriaceen,
4) Erythroxyleen.

Ordnung 4. Frangulinen.
Familien: 1) Ampelideen,
2) Rhamneen,
3) Celastrineen,
4) Staphyleaceen,
5) Aquifoliaceen,
6) Hippocrateaceen,
7) Pittosporeen.

Ordnung 5. Aesculinen.
Familien: 1) Malpighiaceen,
2) Sapindaceen:
a) Acerineen,
b) Sapindeen,
c) Hippocastaneen,
3) Tropaeoleen,
4) Polygaleen.

Ordnung 6. Terebinthinen.
Familien: 1) Terebinthaceen:
a) Anacardieen,
b) Burseraceen,
c) Amyrideen,
2) Rutaceen,
a) Ruteen,
b) Diosmeen,
c) Xanthoxyleen,
d) Simarubeen,
3) Ochnaceen.

Ordnung 7. Gruinales.
Familien: 1) Balsamineen,
2) Limnantheen,
3) Lineen,
4) Oxalideen,

5) Geramiaceen,
6) Zygophylleen.

Ordnung 8. Columniferen.
Familien: 1) Sterculiaceen,
2) Büttneriaceen,
3) Tiliaceen,
4) Malvaceen.

Ordnung 9. Tricoccae (vielleicht nicht hierher gehörig).
Familien: 1) Euphorbiaceen:
a) Euphorbieen,
b) Acalypheen,
2) Phyllanthaceen;
a) Phyllantheen,
b) Buxineen.

D. Centrosperme Eleutheropetalen (Caryophyllinen). Die Corolle fehlt ge-
nlich, Stamina weniger oder meist mehr als Kelchtheile, im letzten Falle häufig doppelt
el (4—6); Fruchtknoten meist oberständig einfächerig, mit einer oder mehr grundstän-
ı, oft campylotropen Samenknospen, seltener mehrfächerig mit centraler Placentation.
Familien: 1) Nyctagineen,
2) Chenopodiaceen,
3) Amarantaceen,
4) Phytolaccaceen,
5) Portulaccaceen,
6) Caryophylleen:
a) Paronychieen,
b) Sclerantheen,
c) Alsineen,
d) Sileneen.

E. Discophore Eleutheropetalen. Fruchtknoten unterständig (Od. 1) oder halb
rständig oder selbst oberständig und dann bei Od. 2, F. 5 sogar polycarpisch monomer;
elle ebensoviel oder weniger als Hüllkreisglieder (oft zwei); bei unterständigem oder
unterständigem Fruchtknoten bildet sich meist eine Nectarscheibe zwischen den Griffeln
Staubfäden; Stamina in der Zahl der Hüllkreisglieder (Od. 1) oder doppelt so viel oder
st noch mehr; Kelch bei Od. 1 meist rudimentär. Samen meist mit reichlichem Endo-
m. — (Die mit ? bezeichneten Familien sind hier wahrscheinlich am unrechten Ort.)

Ordnung 1. Umbellifloren.
Familien: 1) Umbelliferen,
2) Araliaceen,
3) Corneen.

Ordnung 2. Saxifragineen.
Familien: 1) Saxifrageen
incl. Hydrangeaceen,
Escallonieeen,
Cunoniaceen,
2) Grossularieen (?).
3) Philadelpheen (?).
4) Francoaceen (?),
5) Crassulaceen (?).

V. Perigynen.

Vorherrschende Neigung zur Bildung perigyner Blüthen; ein Ringwall erhebt sich aus
Blüthenaxe, der die Hüllblätter und Staubgefässe trägt und das Gynaeceum als teller-

förmiges, napfartiges oder urnenförmiges Perigynium oder Receptaculum umhüllt, ode
Carpellen äusserlich anwächst (Pomaceen); bei einigen vorläufig hierher gezogenen Fam
findet sich ein wirklich unterständiger Fruchtknoten (Od. 3, F. 4—6).

A) Calycose Perigynen (Thymelaeinen): Die einfache meist viertheilige
thenhülle ist calycinisch oder corollinisch, das röhrige Perigynium nimmt gewöhnlich
selbe Beschaffenheit an, und bei den Proteaceen ist es, den vier Hülltheilen und den i
superponirten Staubfäden entsprechend, selbst viertheilig (vergl. Fig. 339); Stamina wen
ebensoviel oder doppelt soviel als Hüllentheile; ein monomerer (selten ein zweifächer
Fruchtknoten mit einem oder wenigen Samen, diese mit wenig oder keinem Endosper

Familien: 1) Thymelaeaceen,
2) Elaeagneen,
3) Proteaceen.

B) Corolliflore Perigynen: Kelch, Corolle und Androeceum auf einem fla
(Od. 1), oder napfartig oder tief urnenartig ausgehöhlten (Od. 2, z. Th. 3) Perigyni
welches (bei Od. 2) nicht selten dick, saftig wird (Apfel, Hagebutte u. a.); Kelchtheile
oder verwachsen (Od. 1); Corolle immer dialypetal, die beiden Hüllkreise meist fünf-,
weilen viergliedrig mit isostemonem oder diplostemonem (Od. 1) oder sehr reichgliedri
(Od. 2) Androeceum; Stamina bei Od. 3, F. 8 häufig verzweigt; das Gynaeceum besteht
einem (Od. 1, z. Th. Od. 2) oder mehreren oder sehr vielen monomeren Fruchtknoten, (
es ist (bei Od. 3) ein polymerer und dann zuweilen unterständiger Fruchtknoten vorhan

Ordnung 1. Leguminosen.

Familien: 1) Mimoseen,
2) Swartzieen,
3) Caesalpinieen,
4) Papilionaceen.

Ordnung 2. Rosifloren.

Familien: 1) Calycantheen,
2) Pomaceen,
3) Rosaceen,
4) Sanguisorbeen,
5) Dryadeen,
6) Spiraeaceen,
7) Amygdaleen,
8) Chrysobalaneen.

Ordnung 3. Myrtifloren.

Familien: 1) Lythrarieen,
2) Melastomaceen,
3) Myrtaceen,
vielleicht auch { 4) Combretaceen, 5) Oenothereen, 6) Halorrhagideen. }

Familien von unbekannter oder sehr zweifelhafter Verwandtschaft.

Balanophoren.	Hippurideen.	Polygoneen.	Elatineen.
Santalaceen.	Callitricheen.	Begoniaceen.	Casuarineen.
Loranthaceen.	Ceratophylleen.	Mesembryanthemeen. Tetragonieen.	Myricaceen.
Podostemoneen.	Empetreen.	Cacteen.	Juglandeen.

Drittes Buch.

Physiologie.

Erstes Kapitel.

Die Molecularkräfte in der Pflanze.

. Aggregatzustand organisirter Gebilde[1]). Die Zellhäute,
rner und protoplasmatischen Gebilde bestehen in ihrem natürlichen Zu-
ı jedem mikroskopisch sichtbaren Punkte aus einem Gemenge von fester
und Wasser. Je nachdem diese organisirten Gebilde sich in einer wasser-
ıden Umgebung oder im Contact mit wässerigen Lösungen von bestimmter
er Beschaffenheit und Temperatur befinden, kann ihnen einen Theil ihres
haltes entzogen werden oder sie nehmen neue Wassermengen in sich auf.
wechselnden Wassergehalt ändert sich das Volumen: Wasserverlust be-
rkleinerung (Zusammenziehung), Wasseraufnahme eine entsprechende
rung (Quellung). Da bei der Wasseraufnahme eine beträchtliche Wärme-
ei wird (lufttrockene Stärke erwärmt sich mit Wasser von gleicher Tem-
ın 2 bis 3° C.), so darf man annehmen, dass das eindringende Wasser
lichtet[2]). — Innerhalb gewisser Grenzen können diese Schwankungen
ergehalts stattfinden, ohne dass eine dauernde Veränderung der Molecu-
ır bewirkt wird; sinkt aber der Wassergehalt unter ein gewisses Minimum
rsteigt er unter Mitwirkung höherer Temperatur und chemischer Ein-
ı gewisses Maximum, so treten bleibende, nicht mehr zu reparirende
ungen der inneren Structur ein, die innere Organisation des Körpers wird
e oder ganz zerstört.

e Thatsachen im Zusammenhang mit vielen anderen Erscheinungen führ-
t Nägeli zu der Annahme, dass die organisirten Körper aus kleinen, auch
sten Vergrösserungen nicht unterscheidbaren, festen relativ unveränder-
ıd isolirten Theilchen, Molekülen, bestehen, zwischen welche das
eindringt; jedes Molekül eines durchtränkten (imbibirten) organisirten

---

ergl. Sachs: Handbuch der Experimental-Physiologie p. 398 ff. — Nägeli und
ıer: »Das Mikroskop« II, p. 402 ff. — Man vergl. auch im vorliegenden Buche p. 30
— Cramer: Naturforsch. Gesellsch. in Zürich. 8. Novbr. 1869.

ngk in Pogg. Ann. 1865. Bd. 125, p. 292 ff.

Körpers ist dann mit Wasserschichten umgeben, durch welche die Moleküle von einander vollständig und allseitig getrennt sind. Die Moleküle können verschieden gross gedacht werden und es leuchtet a priori ein, dass bei gleicher Dicke ihrer Wasserhüllen grössere Moleküle eine dichtere, kleinere eine minder dichte Substanz darstellen werden, und man darf daher umgekehrt schliessen, dass die verschieden dichten Schichten und Lamellen organisirter Körper (zumal der Stärke und der Zellhaut) von verschieden grossen Molekülen zusammengesetzt sind, und der Unterschied des Wassergehalts in solchen Fällen führt sodann zu der Annahme, dass die dichteste Substanz aus Molekülen besteht, die mehrere tausend Mal grösser sind, als die der wasserreichen; bei zunehmender Grösse der Moleküle wird übrigens die Dichtigkeit der ganzen Substanz noch durch die grössere Annäherung derselben unter sich gesteigert, so dass grössere Moleküle durch dünnere Wasserschichten von einander getrennt sind. — Die Volumenveränderungen der organisirten Körper unter dem Einfluss der Wasserentziehung und Quellung beruht nun nach dieser Vorstellungsweise darauf, dass bei der Quellung die Moleküle von dem zwischen sie eindringenden Wasser weiter aus einander gedrängt werden, wogegen sie bei der Wasserentziehung (Austrocknung) in dem Maasse zusammenrücken, wie das Wasser aus den Zwischenräumen sich entfernt.

Die Kräfte, welche im Inneren eines organisirten Körpers sich in Bezug auf diese Vorgänge geltend machen, sind nun zunächst von dreierlei Art: 1) die Cohäsion innerhalb jedes einzelnen (für Wasser undurchdringlichen) Moleküls, welches selbst wieder aus kleineren Molekülen und Atomen besteht; 2) die Anziehung der benachbarten Moleküle unter einander, vermöge deren sie sich gegenseitig zu nähern suchen; und 3) die Anziehung der Moleküloberflächen zu dem imbibirten Wasser, wodurch dem Annäherungsstreben der benachbarten Moleküle entgegengewirkt wird.

Bei den Stärkekörnern, Zellhäuten und z. Th. den Krystalloiden wird das imbibirte Wasser nicht nach allen Richtungen hin gleichartig eingelagert, vielmehr werden die Moleküle nach bestimmten Richtungen hin stärker aus einander gedrängt, wie man aus der Formveränderung des Ganzen, aus der Bildung von Rissen u. s. w. deutlich erkennt. Einer der auffallendsten Effecte der dadurch im Innern hervorgerufenen Spannungen ist die Thatsache, dass bei der Quellung einzelne Dimensionen sich verkleinern können, so z. B. verkürzen sich die Schichten der Bastfasern sehr bedeutend, wenn sie unter dem Einfluss von schwefelsaurem Wasser aufquellen, indem die Windungen der Spiralstreifung niedriger und umfangreicher werden; die quellenden Krystalloide verändern ihre Winkel um viele Grade. Diese Erscheinungen sind nur erklärlich, wenn man annimmt, dass die Molecularkräfte im Innern der organisirten Substanzen nach verschiedenen Richtungen hin verschiedene Intensitäten haben, und dieses wieder ist nur dann begreiflich, wenn man die Form der Moleküle als nicht kugelig annimmt. Eine tiefere Einsicht in diese Verhältnisse gewannen Nägeli und Schwendener durch eine sehr ausführliche Betrachtung der Erscheinungen, welche das polarisirte Licht in den Zellhäuten, Stärkekörnern und Krystalloiden hervorruft[1]. Sie schliessen daraus auf eine krystallinische Structur der einzelnen Moleküle:

1) Zu ganz anderen Folgerungen, denen ich nicht beitrete, kommt Hofmeister: Handb. der phys. Bot. I, p. 348.

ese sind doppelbrechend und zwar optisch zweiaxig und wenigstens der Mehr-
hl nach so orientirt, dass die eine Axe der Aetherdichtigkeit innerhalb des ein-
lnen Moleküls der Stärkekörner und Zellhäute radial, die beiden anderen Aether-
chtigkeitsaxen aber tangential gestellt sind; bei den Krystalloiden liegen die
ystallmoleküle wahrscheinlich ähnlich wie in einem echten Krystall, aber auch
er getrennt durch isotrope Wasserschichten.

Das Verhalten der Chlorophyllkörper und des farblosen Protoplasmas sowohl
gen polarisirtes Licht, wie bei der Quellung und Wasserentziehung ist noch
enig bekannt und eine bestimmtere Vorstellung von der Form ihrer Moleküle
her noch nicht möglich.

Ihrer chemischen Natur nach sind die festen, durch Wasserhüllen getrennten
oleküle eines und desselben organisirten Körpers immer verschieden, so zwar,
ass chemisch verschiedene Moleküle an jedem sichtbaren Punkt neben und zwi-
chen einander liegen, getrennt durch die Schichten des Imbibitionswassers. Bei
en Stärkekörnern, Zellhäuten und Krystalloiden schliesst man diess aus dem
mstande, dass bei Anwendung gewisser Lösungsmittel bestimmte Stoffe aus-
gezogen werden, während andere Stoffe in Form eines sogenannten Skeletes
zurückbleiben; das letztere ist natürlich minder dicht, und es zeigt sich, dass die
Extraction an allen sichtbaren Stellen stattgefunden hat, ohne dass die äussere
Form und innere Structur wesentliche Aenderungen erlitten hätte; so bleibt z. B.
ein Zellstoffskelet zurück, wenn man aus Holzfasern den Holzstoff mit Salpeter-
säure und chlorsaurem Kali extrahirt, oder es bleibt ein Kieselskelet mit den
optischen Eigenschaften der Zellhaut zurück, wenn man die organische Substanz
derselben verbrennt; ebenso hinterlässt das Stärkekorn ein sehr stubstanzarmes
Skelet, wenn die Granulose durch Speichel oder durch andere Mittel extrahirt
wird; auch aus den Krystalloiden lässt sich durch Auflösung eines Theils ihrer
Substanz, besonders auch des in ihnen enthaltenen Farbstoffs, ein substanzarmes
Skelet im angegebenen Sinne darstellen. Die Eigenschaften dieser Skelete zeigen,
dass die zurückbleibenden, nicht gelösten Moleküle noch im Wesentlichen dieselbe
Lagerung und dieselben Kräfte besitzen wie früher; es ist daher wahrscheinlich,
dass die extrahirte Substanz vorher zwischen diesen Molekülen lag, nicht aber in
diesen selbst enthalten war. Mehr oder minder wahrscheinlich ist diese Ansicht
auch für die Chlorophyllkörper und das Protoplasma; bei jenen bleibt die proto-
plasmatische Grundsubstanz als (sehr substanzreiches) Skelet zurück, wenn
durch Aether, Alkohol, fettes Oel u. s. w. der grüne Farbstoff extrahirt wird; im
Protoplasma sind unzweifelhaft sehr verschiedene Substanzen gemengt, und wenn
eine nackte Primordialzelle eine Zellhaut ausscheidet, so kann man annehmen,
dass die zellhautbildenden Moleküle vorher zwischen denen des Protoplasmas
lagen und nur ihren Ort und ihre chemische Natur geändert haben, als sie zur
Bildung der Zellhaut ausgeschieden wurden; das zurückbleibende Protoplasma
behält seine früheren Eigenschaften im Wesentlichen bei; ähnlich ist es, wenn im
Protoplasma Stärkekörner oder Chlorophyllkörner entstehen. Im Protoplasma ist
offenbar eine Grundsubstanz vorhanden, welche die wesentlichen Eigenschaften
des Protoplasmas immer beibehält, zwischen deren Moleküle aber verschiedene
andere Stoffe eindringen, um später wieder auszutreten, was besonders bei der
Bildung der Zygosporen und Schwärmsporen sich geltend macht.

Die Ernährung und das Wachsthum der organisirten Gebilde findet, wie

schon im ersten Buch gezeigt wurde, durch Intussusception statt, die ernährende Lösung dringt zwischen die bereits vorhandenen Moleküle ein und bewirkt dort entweder eine Vergrösserung der einzelnen Moleküle (durch Apposition), oder es werden in den wassererfüllten Räumen neue kleine Moleküle erzeugt, die sich dann durch Niederschlag an ihrer Oberfläche vergrössern, oder es findet an verschiedenen Stellen im Innern Beides statt; die Umfangszunahme des ganzen Körpers (Zellhaut, Stärkekorn u. s. w.) wird also dadurch bewirkt, dass die Moleküle von innen her aus einander gedrängt werden. Mit dem Wachsthum des vorhandenen und der Bildung neuer Moleküle hängt eine beständige Störung des endosmotischen Gleichgewichts zwischen der inneren und umspülenden Flüssigkeit (Zellsaft im weitesten Sinne p. 65) zusammen, die dahin wirkt, immer neue gelöste Partikeln aus der Umgebung in das Innere des wachsenden Körpers einzuführen.

Mit diesen Vorgängen des Wachsthums sind auch immer chemische Processe im Inneren des wachsenden Gebildes verbunden; die ernährende, von aussen eindringende Flüssigkeit enthält zwar das Material zur Bildung der Moleküle von bestimmter chemischer Natur, aber dieses Material ist chemisch verschieden von den Molekülen, die es erzeugt: so ernähren sich die Stärkekörner aus einer Flüssigkeit, die offenbar keine gelöste Stärke enthält, ebenso wächst die Zellhaut durch Aufnahme von Stoffen aus dem Protoplasma, die nicht gelöster Zellstoff sind; der Chlorophyllfarbstoff entsteht im Innern des Chlorophyllkörpers, und die Stoffe, aus denen das Protoplasma sich durch Intussusception ernährt, werden offenbar erst im Innern des Protoplasmas zubereitet, wie besonders die nackten Plasmodien und die einzelligen Algen und Pilze zeigen. — Das Wachsthum durch Intussusception ist also nicht nur mit einer beständigen Störung des molecularen Gleichgewichts, sondern auch mit chemischen Processen im Inneren des wachsenden Gebildes verbunden. Zwischen den Molekülen des organisirten Körpers treffen chemische Verbindungen der verschiedensten Art zusammen und wirken zersetzend auf einander ein. Es ist gewiss, das alles Wachsthum nur so lange stattfindet, als die wachsenden Zellentheile von atmosphärischer Luft durchtränkt sind, der Sauerstoff der letzteren wirkt oxydirend auf die Verbindungen innerhalb der organisirten Gebilde ein, es wird bei jedem Wachsthum Kohlensäure gebildet und ausgeschieden; auch hierdurch wird das Gleichgewicht der chemischen Kräfte beständig gestört, es wird nothwendig Wärme erzeugt, aber auch elektrische Wirkungen mögen sich dabei geltend machen. Die Bewegungen der Atome und Moleküle innerhalb eines wachsenden organisirten Körpers repräsentiren eine bestimmte Arbeitsgrösse, zu welcher die Kräfte durch chemische Veränderungen frei gemacht werden. Gerade darin liegt nun das Wesen der Organisation und des Lebens, dass die organisirten Gebilde einer beständigen inneren Veränderung fähig sind, dass, so lange sie sich mit Wasser und sauerstoffhaltiger Luft in Berührung befinden, in ihrem Inneren selbst nur ein Theil der Kräfte in's Gleichgewicht kommt und so die Form des Ganzen, das Gerüste bildet, während zwischen den Molekülen und in diesen selbst durch chemische Veränderungen immer wieder Kräfte frei werden, welche weitere Veränderungen bewirken. Es beruht diess wesentlich auf dem eigenthümlichen Molecularbau, der es erlaubt, dass an jedem Punkte des Inneren gelöste und gasförmige (absorbirte) Stoffe von aussen her eindringen und wieder nach aussen geschafft werden können.

Ihren höchsten Grad erreicht diese innere Veränderlichkeit bei den Chlorophyllkörpern und dem Protoplasma. In den ersteren finden unter dem Einflusse es Lichts chemische Processe, wie die Bildung des grünen Farbstoffs und der tärke, mit grosser Energie und Ausgiebigkeit statt, und bei Abwesenheit des ichts treten sofort andere chemische Vorgänge auf, die erst mit der völligen Zertörung des ganzen Chlorophyllkörpers endigen. — Die wunderbaren Eigenschafen des Protoplasmas, die wir schon in der Zellenlehre von verschiedenen Seiten ennen lernten, gipfeln in seiner spontanen, autonomen Beweglichkeit, in der ähigkeit, verschiedene Formen anzunehmen, seine Umrisse und seine inneren ustände zu verändern, also auch innere Kräfte zur Wirkung zu bringen, ohne lass entsprechende Anstösse von aussen her beobachtet werden. Eine in's Einzelne gehende Erklärung dieser merkwürdigen Thatsache ist gegenwärtig unmöglich; sie wird aber wenigstens im Allgemeinsten einigermaassen begreiflich, wenn man überlegt, dass im Protoplasma sowohl die molecularen wie die chemischen Kräfte niemals in's Gleichgewicht kommen, dass in ihm die verschiedensten Elementarstoffe in den verschiedensten Verbindungen vorhanden sind, dass durch die chemischen Wirkungen des Sauerstoffs der Luft beständig erneute Anstösse zur Störung des inneren Gleichgewichts gegeben werden, dass beständig auf Kosten der Protoplasmasubstanz selbst Kräfte frei gemacht werden, welche in dem complicirten Bau zu den verwickeltsten Wirkungen hinführen müssen: jeder Eingriff von aussen, auch wenn er unmerkbar ist, wird ein verwickeltes Spiel von inneren Bewegungen hervorrufen, von denen wir nur den letzten Effect allein als äussere Formveränderungen wahrnehmen.

Die Zerstörung der Molecularstructur organisirter Gebilde kann in sehr verschiedener Weise stattfinden und gewährt noch weitere Einsicht in manche physiologische Verhältnisse. Es sind vorzugsweise verschiedene Temperaturgrade, chemische Reagentien und energisch Wasser anziehende Mittel, durch welche der Molecularzustand dauernd verändert wird; diese Einflüsse wirken aber im Allgemeinen erst dann zerstörend, wenn sie einen bestimmten Grad der Intensität überschreiten, und nicht selten bewirken verschiedene Temperaturgrade und verschiedene Concentrationen der Reagentien nicht nur dem Grade, sondern auch der Art nach verschiedene Erscheinungen in den organisirten Gebilden. — Der Effect der meisten Einwirkungen hängt übrigens in hervorragender Weise von der chemischen Natur des Stoffes ab, der vorzugsweise das Baumaterial und das Moleculargerüst eines organisirten Gebildes darstellt; daher unterscheiden sich Zellhaut[1]) und Stärke einerseits von den Krystalloiden, Chlorophyllkörnern und dem Protoplasma andererseits, insofern jene vorwiegend aus in Wasser unlöslichen Kohlenhydraten, diese vorwiegend aus eiweissartigen Stoffen aufgebaut sind.

Von dem reichen und noch lange nicht erschöpften Beobachtungsmarerial sollen hier nur einige der auffallenderen Erscheinungen angeführt werden.

a) Die Temperatur bewirkt im Allgemeinen erst dann eine auffallende und dauernde Veränderung (Zerstörung) der Organisation, wenn sie über 50°C., zuweilen selbst erst dann, wenn sie über 60°C. steigt, und der betreffende Körper von Wasser reichlich durchdrungen ist; lufttrockene organisirte Körper ertragen gewöhnlich viel höhere Temperaturen ohne Schaden. So verwandelt sich z. B. die dichte, wasserarme Substanz eines durchtränkten Stärkekorns erst bei 65° C., die wasserreichere aber schon bei 55° C. in Stärkekleister (Nägeli), wobei die Aufnahmsfähigkeit für Wasser und dem entsprechend das Volumen sich

1) Die Zellhaut nehme ich hier und im Folgenden als nicht cuticularisirt, nicht verholzt und nicht verschleimt an.

enorm steigert; nach Payen ist die Volumenzunahme der Stärke im Wasser von = 142 Proc., bei 70—72°C. = 1255 Proc.; während die unveränderte Stärke nach nur 40—70 Proc. Wasser enthält; lufttrockene Stärke muss bis fast 200°C. erhitzt w bevor eine wesentliche Steigerung ihrer Quellbarkeit eintritt; dabei wird sie aber ch verändert, in Dextrin verwandelt. Für die Zellhaut sind die entsprechenden Temp wirkungen noch nicht näher bekannt, aber jedenfalls abweichend von den eben gen — Aehnlich wie die Eiweissstoffe werden auch ihnen vorzugsweise bestehenden Protoplasmagebi durchtränkten Zustande schon zwischen 50° und zur Gerinnung gebracht, während sie lufttrocke höhere Temperaturen ohne Zerstörung ihrer Mol structur ertragen [1]. — Nicht zu übersehen ist der lende Unterschied in der Wirkung der Tempera durchtränkte Stärke einerseits und auf durchtränk toplasmakörper andererseits; bei jener wird die lungsfähigkeit enorm gesteigert, sie wird dabei ge und chemischen Einwirkungen leichter zugänglich, rend die Gerinnung der letzteren ihre Quellungsfä beeinträchtigt, die Verschiebbarkeit der Molecüle v dert und sie gegen chemische Einwirkungen resi macht. Diese Verschiedenheit tritt auch dann hervor die Veränderung der Molecularstructur durch Säur wirkt wird, und in diesem Falle verhält sich die n Zellhaut der Stärke ähnlich.

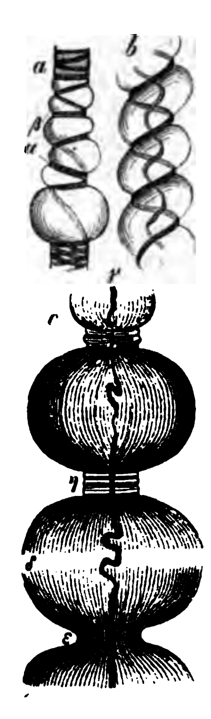


Fig. 435. Bastzellen aus dem Blatt von Hoja carnosa (vergl. p. 30, Fig. 32), bei *a* und *b* nach beginnender Einwirkung von Iod und verdünnter Schwefelsäure, bei *c* weiter fortgeschrittene Quellung in verdünnter Schwefelsäure. — In *a* ist *α* und *β* die dunkelblau gefärbte äusserste, nicht quellungsfähige Hautschicht, welche hier etwas unregelmässig, in *b* aber sehr regelmässig in ein schraubiges Band zerreisst, während die inneren quellenden Hautschichten dazwischen hervorquellen, sie sind (durch Iod) hellblau gefärbt. — Bei *c* ist *γ* der Hohlraum der Bastfaser, bei *ε* und *γ* Einschnürungen an den Stellen, wo die äussere Hautschicht besonders fest ist, bei *δ* beginnt die stark gequollene Substanz sich aufzulösen. (800).

b) Säuren (zumal Schwefelsäure), mit Wasse verdünnt, bewirken an Stärkekörnern und Zellhäut gewöhnlicher Temperatur eine stärkere Quellung als Wasser, ohne indessen die Organisation zu zerstören Auswaschung der Säure kehrt der frühere Zustand zu bei höherer Concentration der Säure dagegen tritt ei tige Quellung bei Stärkekörnern und Zellstoffhäute sie werden in einen kleisterähnlichen Zustand überge die protoplasmatischen Gebilde dagegen gerinnen, ä wie unter dem Einflusse der höheren Temperatur. centrirte Schwefelsäure endlich zerstört den Molecul vollständig unter mehr oder minder weit gehender mischer Veränderung der Substanz bei diesen wie j sie werden verflüssigt.

c) Kalilösung verhält sich bei den Stärkekö bezüglich der Quellungserscheinungen ähnlich wie S felsäure; ihre Wirkung auf Protoplasmagebilde ist da sehr verschieden von der Säure; bei geringer Co tration der Kalilösung quellen sie in dieser stark au sie verflüssigen sich, besonders das Protoplasma u Kern sehr junger Zellen in alten Zellen sind sie of resistent; in hochconcentrirter Kalilösung aber be die Protoplasmagebilde oft ihre Form und scheinba Structur, sie erstarren nicht, noch zerfliessen sie; die trotzdem stattfindende gründ Zerstörung ihrer Molecularstructur tritt aber darin hervor, dass sie auf nun folgenden r lichen Wasserzusatz sofort zerfliessen.

[1] Vergl. Handbuch der Exp. Phys. p. 63 ff.

d. Mechanische Eingriffe, wie Druck, Stoss, Zerrungen von geringer Intensität den von den organisirten Gebilden ohne Beschädigung ertragen: sie sind entweder hinhend elastisch, wie die Stärkekörner und Zellhäute, um die so bewirkte Veränderung r äusseren Form und inneren Spannungen wieder auszugleichen, oder sie sind untisch, wie das Protoplasma und die Chlorophyllkörper, und können dann passive, geringe mveränderungen auf andere Art ausgleichen. Starker Druck, Stoss, Zerrung aber bekt Zerreissungen, d. h. Trennungen der Moleküle, die nicht wieder auszugleichen sind; ei kann indessen der Molecularbau der einzelnen getrennten Stücke vollkommen erhalten ben, wie einzelne Bruchstücke von Stärkekörnern und Zellhäuten zeigen; noch deuter tritt diess bei dem beweglichen Protoplasma hervor, wo einzelne abgetrennte Stücke vorher zusammenhängenden Körpers sich wie eben so viele Individuen verhalten und selbstständig bewegen können; so z. B. abgetrennte Stücke von Plasmodien, die von ander abgeschnürten Hälften des durch Zuckerlösung contrahirten rotirenden Protoplass in Wurzelhaaren von Hydrocharis u. dgl. Dem entsprechend können sich zwei oder hr individualisirte Protoplasmakörper zu einem Ganzen vereinigen, wie bei der Entlung der grossen Plasmodien, der Zygosporen, der Befruchtung der Oogonien. — Völlige störung auf rein mechanischem Wege wird erst durch Zerreiben bewirkt, d. h. durch lreiche Risse, Trennungen der Moleküle und willkürliche oder zufällige Vermengung selben. In diesem Falle pflegt bei den Protoplasmagebilden alsbald eine chemische Verderung der mechanischen Zerstörung des Molecularbaues zu folgen. Bei manchen Zellten bewirkt schon die blosse Unterbrechung der Continuität durch einen Schnitt auflende Veränderungen der benachbarten und entfernteren Theile; so verkürzen sich nach geli durchschnittene Zellhäute von Schizomeris und verdicken sich dabei in sehr auflendem Grade.

e Die Aenderungen der Molecularstructur der organisirten Zellentheile durch schädhe Einflüsse (Tödtung, machen sich oft durch auffallende Veränderungen ihrer Diffusionsenschaften geltend. Für Stärke und Zellhaut ist darüber noch wenig bekannt, desto rkwürdiger sind die Erscheinungen an dem Protoplasma (sammt dem Zellkern).[1] Das rmale lebende Protoplasma nimmt z. B. aus einer umspülenden Lösung keine Farbstoffe sich auf, sobald es aber durch Wärme oder chemische Einflüsse getödtet ist, dringt der löste Farbstoff nicht bloss ein, sondern er sammelt sich hier an, und zwar so, dass das tödtete Protoplasma viel tiefer gefärbt erscheint, als die umgebende Farbstofflösung. irke und Zellhaut dagegen nehmen aus einer Iodlösung auch im frischen unveränderten standе verhältnissmässig weit mehr Iod als Lösungsmittel in sich auf und färben sich l tiefer als die umgebende Lösung (auch ist die Färbung eine andere, meist blau, währnd die umgebende Lösung gelbbraun ist). — Das auf irgend eine Weise, durch Frost, tze, chemische Mittel getödtete Protoplasma, welches die Zellen auskleidet, wird perabler (ob auch zugleich die Zellhaut, ist unbekannt); es lässt den Zellsaft, der in lebenn und wachsenden Zellen immer unter hohem Drucke steht, ausfiltriren, als ob es poröser worden wäre; es ist diess besonders deutlich daran zu erkennen, wenn erfrorene oder er 50° C. erhitzte farbstoffhaltige Zellen oder Gewebe im Wasser liegend ihren farbigen t ausfliessen lassen, während lebende diess nicht thun.

f. Die wahre Natur der Veränderung, welche die Molecularstructur organisirter Gebilde rch Erwärmung im feuchten Zustand über 50—60° C., sowie durch starkes Aufquellen in ren und Alkalien erfährt, findet Nägeli in einer Zertrümmerung der krystallinischen leküle. Bei Stärkekörnern und Zellhäuten sprechen für diese Ansicht einige Thatsachen, bisher auf andere Weise nicht zu erklären sind. Die Steigerung der Wasseraufnahme er den genannten Umständen wird hiernach insofern begreiflich, als durch die Zertrümrung der Moleküle die Zahl der wasseranziehenden Partikeln vergrössert, die Grösse der-

---

1) Nägeli in pflanzenphys. Unters. I. p. 5 ff. — Hugo de Vries in Archives neerlandaises. 1871 (sur la perméabil. du protopl. des Betteraves).

selben verringert wird, was nothwendig mit einer Steigerung des Wassergehalts und entsprechender Volumenzunahme verbunden ist; besonders ist hier die Thatsache zu erwähnen, dass die dichteren Schichten der Stärkekörner und Zellhäute bei starker Quellung unter den genannten Umständen den weichsten und wasserreichsten Schichten gleichartig werden; da nun wahrscheinlich jene aus grossen, diese aber aus kleinen Molekülen bestehen, so lässt sich diese Thatsache dadurch erklären, dass die grossen Moleküle der dichten Substanz in zahlreiche kleine Moleküle zertrümmert und so denen der weichen Substanz ähnlich werden. — In demselben Sinne lässt sich die Wahrnehmung deuten, dass mit der Zerstörung der Organisation durch starke Quellung die optischen Eigenschaften der Stärke und der Zellhaut verändert werden, ihre frühere Wirkung auf polarisirtes Licht verschwindet für immer; es wird auch dies erklärlich, wenn man annimmt, dass unter den genannten Einflüssen die optisch wirksamen Moleküle ihre Form verlieren, dass ihre Bruchstücke unregelmässig durch einander geworfen werden.

In wie weit diese Anschauungen auch auf die Protoplasmagebilde und ihre Gerinnung übertragbar sind, bleibt einstweilen dahingestellt.

g. Die Zerstörung der Molecularstructur der organisirten Gebilde kann gradweise gesteigert werden, und wenn sie eine gewisse Grenze überschreitet, so entsteht aus dem anfangs organisirten Material ein neuer Körper, dessen Molecularzustand seit Graham als colloidal bezeichnet wird. Bei der Aehnlichkeit der organisirten und krystallisirten Körper, wie sie nach Nägeli und Schwendener besteht, kann es nicht auffallen, dass auch Mineralsubstanzen, die sonst krystallinisch auftreten, unter gewissen Umständen colloidal werden, wie die Kieselsäure [1]. — Die organisirten Körper nehmen Wasser (und andere Flüssigkeiten) unter Volumenzunahme bis zu einem gewissen Maximum auf, dann sind sie gesättigt, die krystallinischen Körper lösen sich in einem bestimmten Minimum von Wasser und bilden eine gesättigte Lösung, die nach Willkür zu verdünnen ist. Die colloidalen zeigen in dieser Beziehung ein mittleres Verhalten: sie sind mit Wasser in allen Verhältnissen mischbar; es giebt für sie kein Minimum noch Maximum des Wassergehalts. Bei den organisirten und krystallisirten Körpern bewirken Lösungsmittel einen plötzlichen Uebergang aus dem geformten in den flüssigen Zustand. Die colloidalen Körper gehen aus dem trockenen in den gelösten Zustand (wenn sie überhaupt löslich sind) durch alle Stufen der Erweichung über; sie sind in einem gewissen wasserarmen Zustand hart, dann breiartig, dann schwerflüssig zäh, endlich mit hinreichendem Wasser leichtflüssig; auch im flüssigen Zustand sind sie schleimig, cohärent und adhäriren stark an organisirten, weniger an krystallisirten Körpern; auch bei starker Verdünnung diffundiren sie sehr langsam, und manche von ihnen scheinen organisirte Häute (Zellhäute) überhaupt nicht durchdringen zu können. Bei der Eintrocknung liefern sie eine homogene Substanz, deren Quellung und optische Eigenschaften von dem Molecularbau der Krystalle und der organisirten Gebilde weit abweichen; diesen gegenüber können die colloidalen Körper als innerlich amorph, wie sie es auch äusserlich sind, betrachtet werden. — Innerhalb der Pflanze treten die colloidalen Körper häufig als Zerstörungsproducte der organisirten auf, und unter Umständen liefern sie auch das Bildungsmaterial zum Aufbau neuer organisirter Körper; so entstehen das Bassoringummi und vielleicht auch das Arabin, ebenso der Quitten- und Leinsamenschleim durch Desorganisation von Zellhäuten; vielleicht ist auch die Bildung der Cuticularsubstanz hierher zu rechnen; das Viscin soll aus verwandelten Zellhäuten hervorgehen; der Ursprung des colloidalen Pectins und des Kautschuks ist noch unbekannt; alle diese Stoffe finden in der Pflanze keine weitere Verwendung mehr.

h) Traubes künstliche Zellen [2]. Unter allen Wachsthumserscheinungen im Pflanzenreich sind die wichtigsten die der Zellhäute und Alles, was dazu beitragen kann, die

1) Vergl. unter Anderem Th. Graham in Ann. der Chemie u. Pharm. 1865. Bd. 135, p. 65 f.

2) M. Traube: Experimente zur Theorie der Zellbildung und Endosmose im Archiv für Physiol. u. wissenschaftliche Medicin von Reichert und Du Bois 1867, p. 87 ff.

achsen derselben von verschiedenen Seiten her genauer kennen lehren, muss als willmmener Beitrag betrachtet werden. In diesem Sinne sind die hier kurz zu referirenden rsuche Traube's von grossem Interesse, wenn es auch nicht immer möglich ist, jede genthümlichkeit seiner künstlichen Zellen ohne weiteres auf wirkliche Pflanzentheile zu ertragen. —

Ausgehend vom Graham's Satz, dass gelöste Colloide unfähig sind, durch colloidale embranen zu diffundiren, und der Erfahrung, dass Niederschläge colloidaler Stoffe meist lbst colloidal sind, fand Traube, dass ein Tropfen des Colloids *A* in eine Lösung des Collds *B* gebracht, sich mit einer Niederschlagsmembran umgeben muss. Ist dabei *A* conntrirter (besser ist seine Anziehung zum Wasser grösser), so muss die Zelle turgesciren, h. die Niederschlagshaut durch das weiter eingesogene Wasser gedehnt werden; dadurch erden die Hautmoleküle so weit aus einander gerückt, dass zwischen ihnen neuer Niederhlag erfolgt, der das Flächenwachsthum der Haut bewirkt. Er benutzte zum genaueren udium vorwiegend Zellen, deren Haut aus einem Niederschlag von gerbsaurem Leim bend. Zu diesem Zweck wurde dem Leim die Gerinnbarkeit durch 36stündiges Kochen itzogen. Von diesem syrupdicken, sogen. *β* Leim wird mittels eines Glasstabs ein dicker opfen aufgenommen, einige Stunden an der Luft abgetrocknet und dann mittels des durch nen Kork geführten Stabes in eine mit Gerbsäurelösung halb gefüllte Flasche eingetaucht.

Die am Umfang des Tropfens entstehende Leimlösung bildet nun sofort mit der umgebenden Gerbstofflösung (Tannin) eine rings geschlossene Haut: das durch dieselbe eindringende Wasser löst den Leim successive auf. In verdünnter Gerbstofflösung von ,8—1,8% entsteht eine gespannte, nicht irisirende, daher dicke Haut, in concentrirter Lösung von 3,5—6% (also bei geringerer Concentrationsdifferenz der beiden Lösungen bildet ich eine irisirende, dünne, schwachgespannte Haut [1]).

Die Anfangs dickwandigen Zellen durchlaufen nach Traube verschiedene Entwickengsstadien; sie bleiben kugelig, solange der Leimkern noch nicht ganz gelöst ist, dann ritt von oben her eine Trübung im Inneren ein, durch Auflösung eines Membrantheiles in er oben verdünnten Leimlösung, dabei beginnt die Haut zu collabesciren und zu irisiren, ndlich erfolgt Klärung des Inhalts und neue Spannung. Nach Wochen zerrissen, lässt die elle noch Leim austreten.

Je grösser die Concentrationsdifferenz der beiden Flüssigkeiten (der Membranogene), esto fester und gespannter ist die Membran, d. h. je grösser die Intensität der endosmoischen Anziehung, desto grösser ist die Zahl der zu Membrantheilen gerinnenden Atomchichten, desto dicker die Membran.

Bezüglich der Eigenschaften der Haut zeigt Traube, dass alle bisher zu Diffusionsveruchen benutzten Häute Löcher hatten [2]; die Niederschlagsmembranen haben ausschliessch Molecularinterstitien, und zwar sind nach ihm diese letzteren kleiner als die Moleküle es Niederschlags, aus dem die Membran sich aufbaut; denn wären sie grösser, so würden ofort in den Interstitien neue Niederschläge entstehen. Trotz der grossen Dichte aber ist ie Endosmose rascher als bei allen anderen Häuten, weil jene dünner sind. — Die Haut

---

1) Nur die Leimhäute erhalten sich so, alle anderen bleiben auch irisirend straff.

2) Es ist leicht, sich von dem Vorhandensein wirklicher Löcher in Schweinsblase, Ochsene, Herzbeutel, Amnion, Collodiumhaut, Pergamentpapier, womit bisher gewöhnlich Diffusversuche gemacht wurden, zu überzeugen, wenn man dieselben über ein weites Glasrohr nt, eine 20—40 Ctm. hohe Wassersäule aufgiesst und die freie Hautfläche mit Filtrirer wiederholt abtrocknet. Man sieht dann fast immer an einzelnen Stellen Wasser hervorlen, selten ist ein Hautstück von 2—3 □ Ctm. Fläche dicht. Noch deutlicher machen sich öcher bemerklich, wenn man das Rohr mit einer dichten Salzlösung füllt und die Haut in ser taucht; statt eines an der ganzen Hautfläche gleichartigen Diffusionsstromes bemerkt einzelne Fäden von Salzlösung in's Wasser hinabsinken. Diese Erfahrungen zeigen, wie g zuverlässig die bisher mit Häuten gemachten Diffusionsversuche sein müssen (Sachs).

wird fester (starrer), wenn dem β Leim essigsaures Blei oder schwefelsaures Kupfer zugesetzt wird.

Sobald durch den Druck des sich endosmotisch vergrössernden Zellinhaltes die Moleküle der gedehnten Membran so weit von einander entfernt werden, dass ihre Interstitien die Moleküle der beiden Membranbildner durchlassen, so müssen diese daselbst offenbar sofort von Neuem in Wechselwirkung treten und Erzeugung von neuen Membranmolekülen veranlassen, die sich zwischen die vorhandenen einlagern: es findet also Wachsthum durch Intussusception statt und zwar vermittelt durch die Dehnung der Haut, die ihrerseits durch die Endosmose verursacht wird. Dass das Wachsthum nicht bloss durch Dehnung, sondern auch durch Einlagerung stattfindet, beweist Traube dadurch, dass er die Gerbsäure durch Wasser verdrängt; sobal dies geschehen, d. h. also sobald (bei fortdauernder Endosmose) die Neubildung von Niederschlagsmolekülen in der Haut verhindert ist, hört das Wachsen auf.

So lange die Concentration des Inhaltes der künstlichen Zelle überall derselbe ist, bleibt auch die Haut überall gleich dick, und die Zelle behält Kugelform. Wenn aber der Inhalt sich verdünnt, so bildet sich eine dichtere Lösung im unteren Theil der Zelle, oben eine dünnere; dem entsprechend wird oben die Haut dünner (weil hier die Concentrationsdifferenz geringer ist) und demzufolge dehnbarer; sie wird also oben stärker ausgedehnt und wächst auch stärker in die Fläche, es treten nicht selten auswärts gerichtete Wülste oder Auswüchse hervor. Man kann dies kurz so zusammenfassen: die Endosmose gehe vorwiegend am unteren Theil der Zelle, das Wachsthum am oberen vor sich. Die Concentrationsverschiedenheit im Innern der Zelle aber, welche diese veranlasst, ist Folge davon, dass bei fortschreitender Endosmose das eindringende Wasser nicht sofort mit allen Theilen der inneren Lösung sich gleichförmig mischt, so dass Schichten von verschiedenem specifischen Gewicht sich über einander lagern.

Weitere Versuche zeigten, dass auch Colloide mit Krystalloiden, z. B. Gerbsäure mit essigsaurem Kupfer und Bleizucker, Wasserglas mit denselben Körpern, dass endlich Krystalloide unter sich, z. B. gelbes Blutlaugensalz mit essigsaurem Kupfer oder mit Kupferchlorid wachsende Niederschlagsmembranen in Form von Zellhäuten erzeugen, und Traube kommt zu dem Schluss: Jeder Niederschlag, dessen Interstitien kleiner sind, als die Moleküle seiner Componenten, muss bei Berührung der Lösungen seiner Componenten Membranform annehmen.

Da die Niederschlagsmembran, wie oben erwähnt wurde, nur Molecularinterstitien, aber keine Löcher enthalten, so sind sie zum Studium endosmotischer Vorgänge ganz besonders geeignet; sie verhalten sich in dieser Hinsicht ganz verschieden von anderen Häuten, indem sie selbst für die diffusibelsten Stoffe oft ganz undurchgängig sind, andere chemische Verbindungen jedoch durchlassen, und jede Haut hat darin ihre besonderen Eigenthümlichkeiten.

Abgesehen davon, dass jede Niederschlagsmembran undurchdringlich ist für ihre eigenen Membranogene, ist die des gerbsauren β Leims z. B. auch für Ferrocyankalium undurchdringlich, permeabel dagegen für Chlorammonium, salpetersauren Baryt, Wasser. Die Membran von Ferrocyankupfer, welche sich um einen Tropfen von Kupferchlorid in gelbem Blutlaugensalz (Ferrocyankalium) bildet, ist undurchdringlich für Chlorbarium, Chlorcalcium, schwefelsaues Kali, schwefelsaures Ammoniak, salpetersauren Baryt; permeabel dagegen für Chlorkalium und Wasser. Man hat nach Traube überhaupt in der Durchgängigkeit der Niederschlagsmembranen ein Mittel, die relative Grösse der Moleküle verschiedener Lösungen zu bestimmen, da nur solche Moleküle durch die Haut passiren können, welche kleiner sind als die Interstitien der Membran, also auch kleiner als die Moleküle der Membranogene.

Setzt man einer Lösung von β Leim etwas schwefelsaures Ammoniak, einer Gerbsäurelösung etwas Chlorbarium zu, so entsteht eine Membran von gerbsaurem Leim und in dieser ein Niederschlag von schwefelsaurem Baryt, der die Interstitien verkleinert; die beiden

Niederschlag bewirkenden Lösungen können nun nicht mehr diffundiren, dagegen ist die infiltrirte Haut noch durchgängig für die kleineren Moleküle von Chlorammonium und Wasser.

Es giebt nach Traube kein endosmotisches Aequivalent im Sinne der älteren Theorie. die Endosmose ist unabhängig von jedem Austausch, indem sie ausschliesslich auf der Anziehung des sich lösenden Körpers zum Lösungsmittel beruht, die bei gleicher Temperatur unveränderlich ist und als endosmotische Kraft bezeichnet werden kann. Sehr gross z. B. ist die endosmotische Kraft des Traubenzuckers, sehr gering die der gelatinirenden Körper.

Diesen für die Pflanzenphysiologie ungemein werthvollen Untersuchungen, die wir im Folgenden mehrfach, wenn auch mit vorsichtiger Auswahl, benützen werden, hat Traube Beobachtungen über das Wachsthum der Niederschlagshäute von Ferrocyankupfer beigefügt, deren Hauptergebnisse ich jedoch nach zahlreichen eigenen Versuchen nicht bestätigen kann.

Lässt man einen Tropfen einer sehr concentrirten Kupferchloridlösung in eine verdünnte Lösung von Ferrocyankalium fallen, so umkleidet er sich sofort mit einer dünnen, bräunlichen oder braunen Haut von Ferrocyankupfer, welche eigenthümliche Erscheinungen zeigt. Noch bequemer ist es, kleine Stücke von Kupferchlorid in die gelbe Lösung zu werfen, wo sich sofort auf Kosten des Wassers der Letzteren ein grüner Tropfen bildet, der an seiner Oberfläche die Haut erzeugt und noch festes Kupferchlorid umschliesst, welches sich nach und nach durch das eindringende Wasser löst. Diese Zellen zeigen ein lebhaftes Wachsthum und manche, nicht leicht zu erklärende und von Nebenumständen abhängende Verschiedenheiten: manche sind sehr dünnhäutig, rundlich, mit geringer Neigung aufwärts zu wachsen, sie bilden meist zahlreiche, kleine, warzenförmige Auswüchse und erlangen ein sehr beträchtliches Volumen (1—2 ctm. im Durchmesser). Sie scheinen vorwiegend bei der Auflösung grosser Kupferchloridstücke zu entstehen. Andere haben dicke rothbraune Häute, sie wachsen in Form von unregelmässigen Cylindern rasch aufwärts, verzweigen sich selten und erreichen 2—4 mm. Durchmesser, oft Höhen von mehreren Ctm. Ausserdem giebt es Combinationen beider Formen, die zuweilen eine Art horizontalen knolligen Rhizoms darstellen, aus welchem nach oben lange stengelartige Auswüchse, nach unten hin wurzelähnliche Ausstülpungen hervortreten.

Es ist bei dem hier verfügbaren Raum unmöglich eine ausführliche Darstellung dieser Erscheinungen zu geben; nur das eine soll noch hervorgehoben werden, dass diese Ferrocyankupfer-Häute durchaus nicht, wie Traube annimmt, durch Intussusception, sondern auf ganz andere Weise (durch Eruption) wachsen.

Ist um den grünen Tropfen eine braune Haut entstanden, so dringt von aussen rasch Wasser zu dem Kupferchlorid durch die Haut ein, diese wird lebhaft gespannt und, wie man deutlich sieht, endlich z e r r i s s e n; aus dem Riss tritt sofort die grüne Lösung hervor, umkleidet sich aber auch momentan mit einer Niederschlagshaut, die entweder als eingeschobenes Stück der vorigen oder als ein Auswuchs (Ast) derselben erscheint, ein Vorgang, der sich so lange wiederholt, als noch Kupferchlorid im Inneren der Zelle vorhanden ist. An Einlagerungen von neuen Hautmolekülen zwischen die vorhandenen ist dabei nicht zu denken. Diese Zellen sind so zu sagen unverwundbar; sticht man sie an, so entsteht im Augenblick, wo man die stechende Spitze zurückzieht, ein derselben folgender Auswuchs, was nach dem Vorigen leicht erklärlich ist. — Bei dem raschen Einströmen des Wassers durch die Haut, hat das gelöste oder noch feste Kupferchlorid keine Zeit, eine homogene Lösung zu bilden, es entsteht eine Schichtung, die unten in der Zelle mit grosser Concentration beginnt und oben mit fast reinem Wasser aufhört, wenn die Zelle bereits hoch gewachsen ist. Da nun die wenig concentrirte obere Flüssigkeit endlich leichter wird als die umgebende gelbe Lösung, so wirkt sie aufwärts zerrend auf die Haut[1], bis diese unter oder an der Spitze (bei der zweiten Zellform) zerreisst; die leichtere Flüssigkeit im Begriff aufzu-

---

1) Nämlich sowie ein unter Wasser gehaltener Kork aufzusteigen sucht.

steigen, umgiebt sich aber sofort mit einer Haut, die an den Risswänden der alten hängen bleibt, und so findet das Spitzenwachsthum derartiger Zellen ebenso wie die Zweig- und Warzenbildung der runden in Form von Eruptionen statt; wird die Flüssigkeit oben in der Zelle endlich reines Wasser, so reissen grössere Theile der Haut ab und fliegen in der umgebenden Lösung wie Luftballons empor, die sich unten nicht schliessen. Ist das Kupferchlorid schon ganz zur Hautbildung verbraucht, so schliesst sich auch die bei dem Abreissen der oberen Kappe entstandene Oeffnung nicht mehr, oder die ganze Zelle steigt wie ein Luftballon empor.

Werden rasch wachsende Zellen der zweiten Form horizontal gelegt, so entsteht an der äussersten Spitze, als an der am wenigsten festen Stelle, ein Auswuchs der sich hier rechtwinkelig aufwärts gerichtet ansetzt und dann wie die frühere Spitze der Zelle weiter aufwärts wächst; dieser Vorgang, wenn er auch entfernt an die Aufwärtskrümmung horizontal gelegter wachsender Stengel erinnert, hat doch thatsächlich nicht die geringste wirkliche Aehnlichkeit damit, wie im 4. Kapitel noch gezeigt werden soll, und wie sofort einleuchtet, wenn man beachtet, dass es sich bei diesen Zellen überhaupt nicht um Wachsthum durch Intussusception handelt.

§ 2. Bewegung des Wassers in der Pflanze[1]). Das Wachsthum der Pflanzenzellen ist immer mit Wasseraufnahme verbunden, nicht nur insofern es sich um die Vergrösserung des Saftraumes handelt, sondern auch das Wachsthum der Haut und anderen organisirten Gebilde findet unter entsprechender Einschiebung von Wasserpartikeln zwischen die festen Moleküle statt. Den wachsenden Zellen und Geweben muss also Wasser zugeführt werden, und wenn die das Wasser von aussen aufnehmenden Organe fern liegen, so wird die Bewegung in Folge des Wachsthums sich weit über die Verbrauchsorte hin erstrecken müssen. Ebenso wird in den Assimilationsorganen Wasser verbraucht, indem es den Wasserstoff zur Bildung der organischen Verbindungen liefert; den Reservestoffbehältern, in denen die assimilirten Verbindungen zeitweilig aufgespeichert werden, muss ebenfalls Wasser zugeführt werden, wenn es darauf ankommt, diese Stoffe wieder aufzulösen, damit sie den wachsenden Wurzelspitzen Blättern, und Stammspitzen als Baumaterial zuströmen können. Alle diese mit der Ernährung und dem Wachsthum nothwendig verbundenen Wasserbewegungen gehen langsam vor sich, wie das Wachsthum selbst; ihre Richtung wird im Allgemeinen bestimmt durch die gegenseitige Lage der das Wasser verbrauchenden und der es aufnehmenden und abgebenden Organe.

Bei den unter Wasser oder unter der Erde wachsenden Pflanzen, wo ein Verlust von Wasser nicht oder in ganz unerheblichem Grade stattfindet, hat es mit diesen Vorgängen sein Bewenden; fast ebenso ist es bei manchen Landpflanzen, die durch eine besondere Organisation vor der Verdunstung des einmal aufgenommenen Wassers beinahe vollständig geschützt sind, wie die Cactusarten, die cactusähnlichen Euphorbien, die Stapelien u. a., die eben desshalb an den trockensten Orten zu leben befähigt sind. Die grosse Mehrzahl der Pflanzen aber breitet ihre Belaubung mit grosser Flächenentwickelung in der Luft aus; sind die Blätter dabei zart, wie bei den meisten rasch wachsenden Pflanzen, so wird ihnen durch die Verdunstung ein sehr bedeutender Theil des Zellsaftwassers binnen

1) Vergl. Sachs: Handbuch der Experimentalphysiologie die Abhandlung »Wasserströmung« p. 196, wo auch die Literatur bis 1865 genannt ist; die brauchbare neuere Literatur ist weiter unten citirt.

urzer Zeit entzogen, so dass im Laufe einer Vegetationsperiode die durch Ausünstung entweichende Wassermenge das Vielfache von dem Gewicht und Volumen er Pflanze selbst betragen kann. Es versteht sich von selbst, dass diess nur in›fern möglich ist, als der Verlust durch Aufnahme entsprechender Wasserquantäten durch die Wurzeln gedeckt und das den Blättern entzogene diesen von dort er wieder ersetzt wird; so lange die Gewebe der transpirirenden Pflanze turgesent bleiben, muss die Zufuhr dem Verdunstungsverlust nahezu gleich sein; so ange daher die Verdunstung an den Blättern oder sonstigen Verdunstungsflächen ontinuirlich fortschreitet, wird auch eine beständige Wasserströmung von der Wurzel zu den Blättern hin stattfinden; bei dem Aufhören der Verdunstung (in sehr feuchter Luft, bei Benetzung der Blätter durch Thau und Regen, nach Abfall der Blätter u. s. w.) wird auch die Wasserströmung aufhören, sobald die etwa erschlafften Gewebe wieder turgescent geworden sind. Da die Verdunstung durch die höhere Temperatur der Luft, durch Trockenheit derselben und vor Allem durch Sonnenschein beschleunigt wird und diese Umstände wechseln, so ist auch die Geschwindigkeit der Wasserströmung einem beständigen Wechsel unterworfen.

Die durch die Verdunstung hervorgerufene Wasserströmung hat, wie man sieht, keine unmittelbare Beziehung zu den Wachsthums- und Ernährungsprocessen: die Rosskastanien und anderen Bäume, Sträucher und Stauden, die im Frühjahr nur eine bestimmte Anzahl von Blättern entwickeln und den Sommer über keine weitere Vermehrung der Belaubung erfahren, transpiriren gerade während dieser Zeit am lebhaftesten, und gerade um diese Zeit ist die Wasserströmung im ausgiebigsten in ihnen; im Winter steht zugleich das Wachsthum und die Verdunstung und mit letzterer noch das Wasser im Gewebe still; bei dem Austreiben der Knospen geräth das Wasser zunächst nur insoweit in Bewegung, als s die Vergrösserung der wachsenden Organe verlangt, mit zunehmender Flächenntwickelung der letzteren steigert sich aber auch wieder die Verdunstung, und ie Strömung beginnt von Neuem.

Während die für die Wachsthums- und Ernährungsprocesse nöthige Wasserewegung nothwendig in den verschiedensten Gewebeformen stattfinden muss, n Parenchym und selbst im Urmeristem der Wurzelspitzen und Knospen sich ›llzieht, ist es dagegen gewiss, dass die durch Verdunstung hervorgerufene 'asserströmung ausschliesslich im Holzkörper der Fibrovasalstränge sich bewegt: les übrige Gewebe kann an irgend einer Stelle zerstört werden, ohne dass die 'asserströmung aufhört, wenn nur das Holz erhalten bleibt. Bei den Coniferen nd Dicotylen mit einem compacten Holzkörper bewegt sich in Wurzel und Stamm n einziger mächtiger Strom, der sich in den Zweigen und Blättern in immer igere Bahnen zertheilt; bei den Farnen und Monocotylen dagegen bewegt sich is strömende Wasser auch im Stamm schon in einzelnen engeren Bahnen, dem erlauf der von einander isolirten Holzstränge entsprechend. — Dass gerade die rholzten Elemente des Xylems der Fibrovasalstränge die Strombahn darstellen, lgt nicht nur aus directen Beobachtungen, sondern auch aus der Thatsache, dass e Holzbildung um so mehr gefördert ist, je ausgiebiger die Verdunstung und je ächtiger der Wasserstrom einer Pflanze; bei den nicht verdunstenden submersen id subterranen Pflanzen unterbleibt die Verholzung des Xylems beinahe oder nz; bei den Dicotylen und Coniferen, wo mit dem zunehmenden Alter die Ver-

dunstungsfläche sich steigert, wird auch durch Verdickung des Holzkörpers die Strombahn jährlich erweitert. Die Blattkrone der Palmen behält von einer gewissen Zeit ab ungefähr dieselbe Grösse, und dementsprechend behalten der Stamm und die in ihm verlaufenden Strombahnen (Holzbündel) ihren Querschnitt unverändert.

Die durch das Wachsthum sowohl, wie die durch Verdunstung hervorgerufenen Wasserbewegungen haben das Gemeinsame, dass sie nach den Orten des Verbrauchs hin gerichtet sind. Beginnt das Wachsthum oder die Verdunstung zu einer gewissen Zeit an einem bestimmten Punkt, so werden zunächst die nächstliegenden Gewebetheile ihr Wasser hergeben, dann entferntere, dann noch entferntere, bis endlich die entferntesten Organe, im Allgemeinen die Wurzeln, das Wasser von aussen her aufnehmen müssen; die Bewegung greift also rückwärts von ihrem Ziel immer weiter um sich, schliesslich selbst über die Pflanze hinaus, in das die Wurzel umgebende Medium. Die Form der Bewegung kann also, auch abgesehen einstweilen von den wahren Ursachen derselben, als eine saugende bezeichnet werden. Es tritt diess besonders deutlich an abgeschnittenen belaubten Stämmen und Aesten hervor, welche mit der Schnittfläche in Wasser gestellt, durch den Holzkörper so viel Wasser aufsaugen, als eben zur Transpiration und Entfaltung neuer Blätter verbraucht wird; ein Druck von hintenher wirkt hierbei nicht mit.

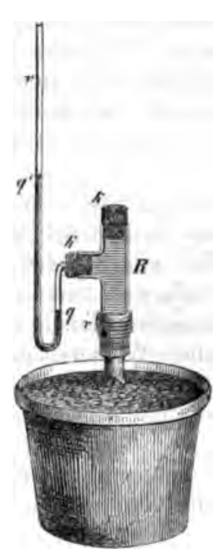


Fig. 138. Apparat zur Beobachtung der Kraft, mit welcher das Wasser durch den Wurzeldruck getrieben aus dem Querschnitt des Stammes bei *r* austritt; es wird zuerst die Glasröhre *R* auf diesen dicht aufgebunden, dann die Steigröhre *r* mit dem Kork *k* fest eingesetzt; *R* mit Wasser völlig gefüllt, der obere Kork *k* aufgesetzt und endlich in *r* Quecksilber eingegossen, so dass es gleich anfangs bei *q'* höher als bei *q* steht; je nach der Grösse des Wurzeldruckes steigt das Niveau *q'* über *q*. Die Vorrichtung ist viel bequemer als die bisher gebräuchlichen zu handhaben.

Eine andere Bewegungsform des Wassers, die nicht auf Saugung, sondern auf einem Druck von hinten her beruht, wird dagegen von den Wurzeln vermittelt und zwar ganz unabhängig von dem Verbrauch des Wassers zum Zweck des Wachsthums oder der Verdunstung. Durchschneidet man den holzigen Stamm einer Landpflanze über der Wurzel, und ist diese mit dem Boden in normaler Weise verwachsen, der Bogen feucht und hinreichend warm, so tritt aus dem Querschnitt des Stammes entweder sofort oder nach einiger Zeit Wasser hervor, es strömt Tagelang fort und die ausfliessenden Mengen können ein Vielfaches von dem Volumen des Wurzelstockes betragen. Dieser im Holz und zwar in den Hohlräumen der Gefässröhren aufsteigende Wasserstrom kann nur durch einen in den tieferen Theilen der Wurzel thätigen Druck bewirkt werden. Befestigt man ein Manometer von geeigneter Form an den Querschnitt (Fig. 138), so zeigt sich, dass selbst bei kleineren und holzarmen Pflanzen (Tabak, Zea Mais, Urtica dioica u. a.) das austretende Wasser unter einem Drucke steht, der einer Quecksilbersäule von mehreren Centimetern Höhe das Gleichgewicht hält, bei manchen Holzpflanzen, wie z. B. der Rebe, kann dieser Druck 76 Ctm. Quecksilber (einen sogenannten Atmosphärendruck) erreichen.

Bei vielen Pflanzen von geringer Höhe macht sich dieser Wurzeldruck da-
urch bemerklich, dass an bestimmten Punkten der Blätter Wasser in Form von
ropfen herausgepresst wird, vorausgesetzt, dass nicht etwa durch lebhafte Ver-
unstung der innere Wasservorrath vermindert und so der Druck aufgehoben
ird. So treten an den Blatträndern und Blattspitzen vieler Gräser (besonders
uffallend bei Zea Mais), Aroideen, Alchemillen u. a. Wassertropfen reichlich und
iederholt hervor[1]), wenn durch Verdunkelung und Abkühlung der Luft die
ranspiration vermindert, durch warmen, feuchten Boden die Thätigkeit der
Vurzeln gesteigert wird. Bei manchen Pflanzen, wie Nepenthes, Cephalotus u. a.
inden sich am Ende der Blätter wunderbare krugförmige Gebilde, an deren Grunde
las Wasser ausgeschieden und in denen es angesammelt wird. Auch bei ein-
elligen oder aus Zellreihen bestehenden Pflanzen, wie den Mucorineen (Pilobolus
rystallinus), Penicillium glaucum und grösseren Pilzen (Merulius lacrimans) wird
Wasser in tropfbarer Form an den oberen Theilen ausgepresst, was durch die
unteren wie Wurzeln fungirenden Theile aufgenommen und hinaufgedrückt
wurde.

Indessen tritt tropfbare Flüssigkeit nicht selten auch an Stellen hervor, an
lenen sich ein von der Wurzel ausgehender Druck nicht mehr bethätigen kann:
so scheiden die Nectarien der Blüthen, z. B. die von Fritillaria imperialis, auch
lann noch Safttropfen aus, wenn der Stengel von der Wurzel abgeschnitten und
infach in Wasser gestellt ist; in diesem Falle müssen die Druckkräfte erst in den
beren Gewebemassen, vielleicht in der Blüthe selbst, zu Stande kommen, denn
lem abgeschnittenen Stengel wird das Wasser nicht durch Druck, sondern durch
augung zugeführt.

Nicht zu vergleichen mit diesen Erscheinungen ist das sogenannte Bluten ab-
eschnittener Holztheile im Winter; es tritt nur dann ein, wenn der abgeschnit-
ene Ast oder das Stammstück vorher kalt und reichlich mit Wasser in den Hohl-
äumen des Holzes durchdrungen war; wird das Holzstück rasch erwärmt, so
ehnen sich die Luftblasen, welche sich neben dem Wasser in den Holzzellen
nd Gefässen vorfinden, aus, das Wasser entweicht dem so entstehenden Drucke,
o es eine Oeffnung findet, also am Querschnitt; wird das Holzstück wieder ab-
ekühlt, so ziehen sich die Luftblasen im Inneren desselben zusammen, das Was-
er, welches mit dem Querschnitt in Berührung steht, wird eingesogen. Es ist
icht ersichtlich, dass diese durch Erwärmung und Abkühlung hervorgerufenen
usdehnungen und Zusammenziehungen der Luftblasen im Holze auch dann
irksam sein müssen, wenn der Holzkörper eines Baumes unverletzt ist; es wer-
en auf diese Weise Strömungen des in den Hohlräumen enthaltenen Wassers von
en sich erwärmenden zu den sich abkühlenden Stellen hin eintreten und Span-
ungen sich geltend machen; das Alles aber nur so lange, als in den Hohlräumen
es Holzkörpers neben Wasser auch Luftblasen sich finden, wie es im Winter und
rühjahr vor Entfaltung der Blätter und beginnender Verdunstung der Fall ist.

---

1) Nach Duchartre, de la Rue und Rosanoff findet die Tropfenausscheidung gewöhnlich
urch Spaltöffnungen statt, die entweder eigenthümlich entwickelt, sehr gross oder bei ge-
öhnlicher Form an den betreffenden Stellen gehäuft sind. De Bary bemerkt bei dieser Ge-
genheit: »Wenn man bei einem Zweig einer geeigneten Pflanze, z. B. Fuchsia globosa, Wasser
rch den mässigen Druck einer Quecksilbersäule in das Holz einpresst, so treten alsbald
assertropfen aus den grossen Stomata hervor« (Bot. Zeitg. 1869, No. 52, p. 882).

Obgleich die Bewegungen des Wassers in der Pflanze seit beinahe 200 Jahren vielfach untersucht und discutirt sind, ist es gegenwärtig dennoch nicht möglich, die Mechanik dieser Bewegungen im Einzelnen deductiv und befriedigend darzustellen[1]; so viel scheint gewiss, dass es sich hier in letzter Instanz immer um Capillaritäts- und Diffusionswirkungen (im weitesten Sinne des Worts) handelt; da aber diese Wirkungen in der lebenden Pflanze in Combinationen und unter Bedingungen auftreten, die von denen an künstlichen Apparaten weit abweichen, so ist man auch hier wesentlich darauf angewiesen, aus den an der Pflanze selbst sorgfältig studirten Erscheinungen, die Vorgänge im Inneren derselben abzuleiten, was bei der hier gebotenen Kürze nur andeutungsweise geschehen kann. Vor Allem wird man wohl thun als Hauptergebniss der bisherigen Forschung die im Text hervorgehobene Unterscheidung der verschiedenen Bewegungsformen des Wassers in der Pflanze so lange festzuhalten, bis etwa eine tiefere Einsicht eine andere Auffassung rechtfertigt. — Das Folgende hat weniger den Zweck, die Erscheinungen zu erklären, als das im Text Gesagte durch Einzelnheiten zu ergänzen.

a) Die ausschliesslich durch das Wachsthum und die Assimilation verursachte langsame Wasserbewegung findet ihre einfachsten Beispiele bei den einzelligen oder aus Zellfäden oder aus Zellflächen bestehenden Pilzen und Algen, den keimenden Sporen und Pollenkörnern, da hier die wachsenden assimilirenden Zellen ihren Wasserbedarf unmittelbar aus der feuchten Umgebung aufnehmen. Dass dies durch die Imbibition der Zellhaut und des Protoplasma's, sowie durch die Endosmose, d. h. die Anziehung der gelösten Stoffe innerhalb der Zelle zum Wasser vermittelt wird, ist gewiss, doch kann über die Modalitäten dieser Vorgänge im Einzelnen hinreichende Auskunft nicht gegeben werden. — Wie dagegen bei Pflanzen, welche aus massiven Gewebekörpern bestehen, die jungen wachsenden Theile ihr Vegetationswasser den älteren ausgewachsenen entziehen, und wie diese dabei, wenn ihnen keine Zufuhr von aussen geleistet wird, sich entleeren, das tritt besonders dann deutlich hervor, wenn Knollen, Zwiebeln, abgehauene Baumstämme u. dgl. in gewöhnlicher, ziemlich trockener Luft liegend oder hängend ihre Knospen austreiben, wobei sie selbst durch Wasserverlust runzelig und endlich trocken werden[2].

b) Die Transpiration[3], d. h. die Verdunstung des Wassers aus Zellen und Gewebemassen wird durch äussere und durch innere Ursachen und Bedingungen hervorgerufen und verändert. — Von den äussern Ursachen sind zunächst diejenigen zu beobachten, welche die Dampfbildung an feuchten Oberflächen überhaupt bedingen; also die Temperatur der Luft und des transpirirenden Gewebes selbst, die relative Trockenheit der Luft; die Verdunstung wird im Allgemeinen um so ausgiebiger sein, je höher die Temperatur und je grösser die psychrometrische Differenz der umgebenden Luft ist, die für unseren Zweck als das unmittelbarste Maass der mehr oder minder grossen Tendenz zur Dampfbildung aus dem Wasser der Pflanze zu betrachten ist. Keinesfalls ist jedoch zu erwarten, dass die Verdampfung aus der Pflanze einer dieser Bedingungen schlechthin proportional sein werde. — Ob auch das Licht d. h. die Strahlung als solche, abgesehen von der durch sie bewirkten Temperaturerhöhung, die Transpiration beeinflusst, ist noch immer fraglich[4]; die Spaltöff-

---

1) Wenn Herr Dr. Müller in dem 2. Heft seiner botanischen Untersuchungen Heidelberg 1872) sich das Ansehen giebt, als habe er dies wirklich geleistet, so werden es ihm höchstens solche, die in der Pflanzenphysiologie ganz unwissend sind, glauben.

2) Specielleres bei Nägeli: Berichte der königl. Bayer. Akad. »Botan. Mittheilungen«. II, p. 40.

3) Vergl. Sachs, Exper. Physiol. 1865, p. 221. — Müller in Jahrbücher für wissen. Bot. VII, 1868. — Baranetzky, Botan. Zeitg. 1872, No. 5—7.

4) Dehérains neuere Versuche entscheiden die Frage nicht (Ann. des sciences nat. 1869, T. XII, p. 1).

nungen der meisten Pflanzen öffnen sich im Licht stärker als im Finstern[1], d. h. es werden die Austrittsöffnungen für den im Inneren des Gewebes entstandenen Wasserdampf vergrössert, was eine Beschleunigung der Dampfbildung daselbst zur Folge haben kann. Ob aber das Licht auf die Spaltöffnungen als solches oder als erwärmende oder chemische Ursache einwirkt, ist nicht entschieden.

Von den in der Organisation der Pflanze selbst liegenden Bedingungen der Transpirationsgrösse sind zu beachten: die Natur des Hautgewebes, die Grösse und Zahl der Intercellularräume und die Natur der in den Zellsäften gelösten Stoffe. — Ist das Hautgewebe eine geschlossene, hinreichend dicke Peridermlage, wie bei vielen verholzten Zweigen, der Kartoffelknolle u. s. w., oder gar eine dicke Borkeschicht, wie bei älteren Baumstämmen, so wird durch diese trockenen Umhüllungen die Verdunstung des Wassers aus den darunter liegenden saftigen Geweben auf das Aeusserste erschwert; weniger wirksam ist die cuticularisirte Aussenwand der Epidermis an Blättern und jungen Internodien; ist sie sehr dünn, wie an vielen rasch wachsenden Blättern, zumal von Wasserpflanzen oder gar unmerklich wie an den Wurzeln, so vertrockenen diese in gewöhnlicher Luft sehr schnell; im Gegensatz dazu ist die Verdunstung an immer grünen festen Blättern, an Cactusstämmen u. dgl. sehr gering, weil sie von einer dicken Cuticulardecke überzogen sind. Man darf annehmen, dass die Transpiration der mit dicker Cuticula versehenen Organe vorwiegend durch die Spaltöffnungen stattfindet, also von deren mehr oder minder grossen Zahl und Weite abhängt, insofern die Dampfbildung in diesem Falle nicht, oder nur in unmerklichem Grade, an der Oberfläche des Organs, sondern im Inneren desselben stattfindet, nämlich an den Stellen, wo die Parenchymzellen die Intercellularräume begrenzen. Diese letzteren darf man sich wohl immer als wenigstens nahezu mit Wasserdampf gesättigt denken, dieser aber wird bei jeder Steigerung seiner Spannung, oder bei Abnahme der Dampfspannung ausserhalb, durch die Spaltöffnungen entweichen und so zu Bildung neuen Dampfes im Inneren Gelegenheit geben. Die Dampfbildung in den Intercellularräumen wird übrigens um so ausgiebiger sein, je grösser diese selbst, je umfangreicher die sie begrenzenden Zellwandflächen sind. Diess und die meist grössere Zahl der Spaltöffnungen auf der Unterseite der Blätter bedingt offenbar, dass hier die Verdunstung gewöhnlich ausgiebiger ist als auf der Oberseite. — Da das Wasser aus Lösungen schwieriger verdunstet als aus reinem Wasser, und desto schwieriger, je concentrirter die Lösung und je schleimiger sie ist, so kann unter Umständen auch dieses Moment für die Transspiration des Wassers aus Pflanzensaft in Betracht kommen; doch ist nicht zu übersehen, dass die Dampfbildung im Gewebe nur an den Zellhautoberflächen stattfindet, die ihrerseits das Wasser durch Imbibition aus dem Zellsaft entnehmen.

Die in Betracht gezogenen Umstände, welche die Transpiration bestimmen, werden nun in den mannigfaltigsten Combinationen zur Geltung kommen und nicht nur bewirken, dass verschiedene Pflanzen sehr verschiedene Transpirationsgrössen zeigen, sondern auch, dass die Dampfbildung bei derselben Pflanze zu verschiedenen Zeiten eine sehr verschiedene ist. Ein bestimmtes Maass für die Gesammtgrösse der Transpiration, d. h: für den Wasserbedarf einer Pflanze während ihrer Vegetationsperiode lässt sich daher nicht angeben, wenn auch immerhin gewisse sehr variable Grenzen für jede Species in dieser Beziehung vorhanden sein mögen. Zwei Pflanzen derselben Art können, wie der Augenschein zeigt, gleich gut gedeihen, wenn die eine in feuchtem Boden und trockener Luft, die andere in trockenem Boden und feuchter Luft vegetirt; wobei jene viel, diese wenig Wasser verbraucht. — Im Allgemeinen wirken die angegebenen Bedingungen der Transpiration periodisch, nach Maassgabe der meteorologischen Unterschiede von Tag und Nacht; für gewöhnlich sind Temperatur, Luftfeuchtigkeit und Licht am Tage der Transspiration günstig, in der Nacht ungünstig; unter Umständen kann sich das Verhältniss aber auch umkehren.

1) Mohl, bot. Zeitg. 1856, p. 697.

c Wasserströmung im Holz. Diejenigen Zellen, welche das Wasser an der Oberfläche der Organe oder an den Umgränzungen der Intercellularräume unmittelbar durch Dampfbildung verlieren, würden nun sehr bald collabesciren und vertrockenen, wenn sie nicht in der Lage wären, ihren Verlust wieder zu ersetzen. Dies kann nur durch Zufluss aus den benachbarten Gewebezellen geschehen, die selbst nicht verdunsten; indem aber diese von jenen in Mitleidenschaft gezogen werden, müssen auch sie ihren Verlust aus entfernteren Gewebeschichten decken und diese endlich aus solchen, die mit den zuleitenden Organen, den Holzbündeln, in Verbindung stehen, welche das Wasser aus den Wurzeln zuführen. Es drängt sich schon hier die Frage auf, ob diese Wasserbewegung innerhalb des saftigen Gewebes (im Parenchym der Blätter durch Endosmose von Zelle zu Zelle vermittelt wird, oder ob nicht etwa die Bewegung wenigstens vorzugsweise an und in den Zellwänden stattfindet, so dass diese zwischen den Holzbündeln und den Verdunstungsflächen die Strombahnen darstellen, wobei die Zellinhalte nur nebenbei in Mitleidenschaft gezogen würden.

Die Hauptbeweise für den Satz, dass die durch die Transpiration veranlasste rasche Wasserströmung in den Wurzeln, dem Stamm und den Zweigen, nur im Holz, d. h. im verholzten Xylem stattfindet, sind bereits oben im Texte angegeben worden. In mehr augenfälliger Weise lässt sich die Thatsache dadurch demonstriren, dass man einen abgeschnittenen Stamm oder Zweig mit der unteren Schnittfläche in eine farbige Lösung stellt[1], während die Blätter transpiriren; durchschneidet man nach einigen Stunden oder je nach Umständen nach längerer Zeit, den Stamm oder Zweig in verschiedenen Höhen, so erkennt man an der Färbung des Holzes, wie hoch die aufgesogene Lösung in diesem bereits gestiegen ist, und zugleich zeigt sich, dass die Färbung nur im Holzkörper sich geltend macht, nicht in der Rinde und im Mark. Verwendet man zu diesem Experiment (nach Hansteins Vorgang) Zweige mit rein weissen Blüthen, z. B. eine weissblühende Iris oder Deutzia, und lässt man eine dunkele wässerige Anilinlösung aufsaugen, so findet man nach 10—15 Stunden, die weisse Blumenkrone mit dunkelblauen Adern durchzogen, die den feinen Holzbündeln der Nervatur entsprechen; das zierliche Präparat geht jedoch bald zu Grunde, indem später der giftige Farbstoff die benachbarten Parenchymschichten tödtet und die Zwischenräume zwischen den Adern diffus blau färbt, wobei die Corolle erschlafft.

Der verschiedenen Transpirationsgrösse bei verschiedenen äusseren Umständen muss auch eine verschiedene Strömungsgeschwindigkeit des Wassers im Holz entsprechen; bei Regenwetter, wo die Verdunstung an den Blättern Null oder doch sehr gering ist, wird auch die Bewegung des Wassers im Stamm sehr langsam sein; steigt bei darauf folgenden Sonnenschein und Wind die Transpiration, so wird auch die Wasserströmung in den Holzbündeln beschleunigt. Unter der Voraussetzung, dass sich das Wasser im Holzkörper nur innerhalb der Substanz der Holzzellwände, nicht im Lumen derselben, bewege, habe ich die Geschwindigkeit der aufsteigenden Wassertheilchen in einem stark transpirirenden Silberpappelzweige berechnet und eine Steighöhe von 23 Ctm. pr. Stunde erhalten. M'Nal liess transpirirende Zweige von Prunus Laurocerasus[2] eine Lösung von Lithium-Citrat aufnehmen, welches dann in den Internodien spectroskopisch nachgewiesen wurde, und fand, dass dasselbe in einer Stunde sogar 42—46 Ctm. emporstieg. Beide Berechnungsmethoden sind aber nicht genau und geben wahrscheinlich zu kleine Werthe.

Die Wasserströmung im Holzkörper, welche den Transpiratiosverlust der Blätter ersetzt, wird nicht durch Diosmose bewirkt, da die Hohlräume der leitenden Holzellen gerade

1) Ich kann bei dieser Gelegenheit nicht die Bemerkung unterdrücken, dass ich noch jetzt und in höherem Grade die schon früher geäusserten Zweifel darüber hege, ob überhaupt auf diese Weise nicht eine rein pathologische Erscheinung hervorgerufen wird.

2) M'Nal in transactions of the botanic. society. Edinburgh 1871. Vol. XI; daselbst ist der Werth in Zollen und pro halbe Stunde angegeben.

r Zeit der stärksten Transpiration, also auch der raschesten Wasserströmung im Holz, :ht Säfte, sondern Luft enthalten, oder doch höchstens zum Theil mit Saft erfüllt sind. llte die Hebung des Wassers im Holz durch Endosmose von Zelle zu Zelle erfolgen, so issten die Zellen selbst geschlossene Häute besitzen und mit Saft erfüllt sein, dessen Conntration von unten nach oben im Holz stetig zunimmt; nun sind aber die leitenden Zellen :ht geschlossen, sondern zum Theil oder sämmtlich (wie bei den Coniferen) durch offene höfte Tüpfel unter einander in offener Communication. Im Frühjahr, vor dem Eintritt rker Transpiration, also zur Zeit relativer Ruhe des Wassers im Holz, enthalten zwar die lzzellen auch Saft, welcher aus ihren communicirenden Hohlräumen durch gemachte hrlöcher massenhaft abfliesst (Birke, Ahorn u. a.), allein dieser aus Bohrlöchern abfliesnde Saft zeigt nicht eine von unten nach oben zunehmende Concentration, wie die Anasen ergeben[1]. Auch die Thatsache, dass abgeschnittene, belaubte Sprosse, mit dem oben Ende in Wasser gestellt, eingepflanzt und bewurzelt, Wasser emporleiten[2], also in der r gewöhnlichen entgegengesetzten Richtung im Spross, beweist, dass nicht die auf einer stimmten Vertheilung der Saftconcentration beruhende Endosmose das Vehikel der asserströmung sein kann. Da die Gefässe und die Holzzellen vermöge ihrer offenen Tüpfel nge communicirende Hohlräume darstellen, die sich in ihrem Verlaufe bald erweitern, ald verengern, so könnte man sich den Holzkörper nach dem Schema eines Bündels enger it Erweiterungen und Verengerungen versehener Glasröhren vorstellen, in denen das Vasser durch Capillarität emporsteigt, indem es sie zugleich erfüllt; allein wie wenig wirkam eine derartige Einrichtung wäre, folgt schon aus der Weite der Capillaren, die viel zu ross ist, um das Wasser auf 100 oder mehr Fuss Höhe zu heben. Ausserdem ist aber auch ier nochmals darauf hinzuweisen, dass das Holz zur Zeit der stärksten Wasserströmung im ommer in seinen Hohlräumen vorwiegend Luft und nicht Wasser führt.

Da nun, nach dem Gesagten, die Wasserströmung im Holzkörper nicht in mit Wasser rfüllten Hohlräumen stattfindet, so bleiben nur zwei Annahmen übrig, nämlich 1) die, dass as Wasser in der Substanz der verholzten Zellwände (das Durchtränkungswasser derselben, ei der transpirirenden Pflanze in Bewegung begriffen ist; oder 2) dass eine sehr dünne Vasserschicht, welche die Innenflächen der Holzzellen und Gefässe überzieht, die Bewegung ermittelt[3]. In beiden Fällen hätte man sich die Sache so vorzustellen, dass durch die ranspirirenden Gewebe in den Blättern, die oberen Holztheile wasserärmer werden und adurch in den Stand gesetzt sind, aus tiefer und tiefer liegenden Theilen das Wasser anuziehen; in den Wurzeln sind die Holzbündel von saftigem Parenchym umgeben, welchem e das Wasser entziehen, und die ihrerseits solches aus dem Boden durch Endosmose aufehmen: es liesse sich jedoch auch denken, dass die beiden angedeuteten Bewegungsrmen an oder in den Zellwänden (ohne Betheiligung der Inhalte) sich bis an die Oberfläche s Wurzelparenchyms fortsetzen, wo nun das im Boden enthaltene Wasser aufgesogen ird. — Die Frage, ob denn die Anziehungskräfte der Zellwände zum Wasser, sei es dass eses sich in ihrer Substanz, oder nur an ihrer Oberfläche bewegt, hinreichend gross sind, n das Gewicht des Wassers auch bei Höhen von 100, selbst 300 und mehr Fuss, welche anche Bäume erreichen, zu überwinden, kann unbedenklich bejaht werden, da es sich er um Molecularkräfte handelt, denen gegenüber die Wirkung der Schwere geradezu verhwindet. Eine andere Frage ist es aber, ob die Geschwindigkeit und Ausgiebigkeit der-

1) Die älteren Angaben Ungers sind in meiner Experimental. Physiol. erwähnt, andere en sich bei Schröder, Jahrb. f. wiss. Bot. VII, p. 266 ff.

2) Allerdings ist aber die Leitung in umgekehrter Richtung, wie Baranetzky im Würzger Laboratorium fand, nicht so ausgiebig, als die in gewohnter Richtung, was jedoch mit nisationsverhältnissen anderer Art zusammenhängen kann.

3) Diese Annahme lässt sich aus den Entdeckungen Quincke's über Capillarität ableiten ist mir von ihm selbst in diesem Sinne mitgetheilt worden.

artiger Molecularbewegungen des Wassers ausreicht, den grossen Bedarf der Blattkrone eines Baumes, der an einem heissen Tage nach Hunderten von Pfunden zählt, zu decken[1].

Die Annahme endlich, als ob das Wasser durch den Wurzeldruck in dem Stamm bis zu den Blättern hinaufgepresst würde, fällt weg, da diess nur in den Hohlräumen des Holzes stattfinden könnte, die gerade bei stark transpirirenden Pflanzen leer sind; für höhere Bäume wäre auch der Druck nicht gross genug, und wenn ich früher annahm, dass er wenigstens bei Stauden und einjährigen Pflanzen ausgiebig mitwirken könne, so nehme ich dies nach meinen 1870 gemachten Beobachtungen zurück, da diese zeigen, dass der Wurzelstock solcher Pflanzen (Helianthus, Kürbis u. v. a.) während sie stark transpiriren, selbst unter negativem Druck steht, d. h. nicht Wasser hinaufpresst, sondern an der so eben gemachten Schnittfläche über der Erde Wasser begierig einsaugt (vergl. weiter unten).

Das Ungenügende aller bisher gemachten Versuche, die durch Verdunstung angeregte Wasserbewegung im Holz zu erklären, tritt besonders bei Beachtung der Thatsache hervor, dass das Holz nur bei einem bestimmten, nicht näher ermittelten, inneren Zustande befähigt ist, das Wasser so rasch und mit solcher Kraft emporzuleiten, als es die Verdunstung an den Blättern erfordert. Verholzte, aber lufttrocken gewordene Zweige mit einer unteren Schnittfläche in Wasser gestellt, sind nicht einmal im Stande soviel Wasser emporzuleiten, als zu der Verdunstung der oberen Schnittfläche nöthig ist: derselbe Zweig im frischen Zustand leitet das Wasser rasch genug, um die viel beträchtlichere Verdunstung zahlreicher Blätter zu ersetzen. Durch das blosse Austrockenen wird also im Holz eine Veränderung bewirkt, die ihm die Fähigkeit der raschen Wasserleitung raubt. Auch die natürliche Veränderung des Holzes, vermöge deren es bei zunehmendem Alter in sogen. Kernholz umgewandelt wird, wobei die Zellwände härter werden und sich tiefer färben, raubt ihm die ausgiebige Leitungsfähigkeit für Wasser; wenn man einem Baume nicht nur die Rinde, sondern auch den Splint (dass hellgefärbte jüngere Holz am Umfang an einer Zone ringsum wegnimmt, vertrocknet nach den Angaben verschiedener Schriftsteller) die Krone des Baumes, weil die Wasserzufuhr durch das Kernholz zu langsam geschieht.



Fig. 439. Das U förmige Glasrohr wird zuerst mit Wasser gefüllt, sodann der durchbohrte Kautschukpfropf *k*, in welchem der Stempel der Pflanze eingedichtet ist, aufgesetzt; der Spross welkt, wie bei *a*, wird nun in den anderen Schenkel Quecksilber gegossen, so dass es bei *q'* etwa um 8—10 Ctm. über *q* steht, so wird der Spross turgescent, wie bei *b*; er bleibt turgescent, auch wenn das Niveau *q* später höher steht als *q'*.

Zu den merkwürdigsten hier zu beachtenden Erscheinungen, gehört es, dass jüngere Gipfeltheile des Stammes grossblättriger Pflanzen die Leitungsfähigkeit für Wasser z. Th. verlieren, wenn sie in Luft abgeschnitten werden. Stellt man die abgeschnittenen belaubten Gipfel von Helianthus annuus, tuberosuus, Aristolochia sipho u. s. w. mit dem Querschnitt in Wasser, so genügt die Saugung nicht, um die Verdunstung der Blätter zu decken, diese welken daher in kurzer oder längerer Zeit. Wie ich schon in der 2. Auflage des vorliegenden Buchs zeigte, kann man den welken Spross durch Einpressen von Wasser mit der durch Fig. 489 versinnlichten Einrichtung in kurzer Zeit turgescent machen. Erst später fand ich, dass der Spross auch dann turgescent bleibt, wenn der Druck auf Null sinkt und selbst dann, wenn durch die Saugung des Sprosses das Quecksilber in demselben Schenkel des Rohrs (*q*) emporgehoben wird, wenn also ein rückwirkender Zug an dem Querschnitt des Sprosses eingetreten ist. Dies zeigte, dass die Einpressung von Wasser nur anfangs nöthig ist, dass der

1) Man vergl. Nägeli und Schwendener: Das Mikroskop II. p. 364 ff.

gescent gewordene Spross aber selbst kräftig genug saugt, um sogar eine Quecksilber-
ıle von mehreren Ctm. Höhe emporzuheben und dabei doch den Transpirationsverlust an
ı Blättern zu ersetzen. Soweit war die Erscheinung des Welkens abgeschnittener in Wasser
tellter Sprosse bekannt, als Dr. Hugo de Vries im Würzburger Institut die weitere Unter-
:hung aufnahm, deren Resultat ich hier folgen lasse:

»Werden kräftig wachsende Sprosse grossblättriger Pflanzen an ihrem unteren schon
ız verholzten Theilen abgeschnitten und mit der Schnittfläche in Wasser gesetzt, so blei-
ı sie längere Zeit vollkommen frisch; werden sie aber an ihren jüngeren Stammtheilen in
· Luft durchschnitten und ebenso in Wasser gestellt, so fangen sie bald an zu welken und
ar um so rascher und stärker, je jünger und je weniger verholzt die Stelle ist, wo der
ınitt gemacht wurde. Mann kann diesem Welken leicht dadurch vorbeugen, dass man
ı Schnitt nicht in der Luft, sondern unter Wasser herstellt und dafür sorgt, dass die
ınittfläche nicht mit der Luft in Berührung kommen, es darf also die Wasserleitung im
mme nicht unterbrochen werden. Wenn man dafür sorgt, dass während des Abschnei-
ns in der Luft die Blätter und oberen Stengeltheile nur äusserst wenig Wasser (durch
rdunstung) verbrauchen, so fängt das Welken, nachdem die Schnittfläche in Wasser ge-
zt wurde, und die Blätter wieder transpiriren, erst ziemlich spät an und nimmt nur lang-
n zu.

Es geht aus diesen Versuchen hervor, dass die Unterbrechung der Wasserzufuhr von
ten die Ursache des Welkens ist; und zwar nicht nur deshalb, weil die Zuleitung des
assers auf kurze Zeit aufhört, sondern hauptsächlich auch deshalb, weil die Leitungs-
higkeit für Wasser im Stamm durch den Wasserverlust über der Schnittfläche ver-
ıgert wird und durch die einfache Berührung der Schnittfläche mit Wasser nicht wieder
f das normale Maass zurückgeführt werden kann.

Wenn die Berührung der Schnittfläche mit der Luft nicht zu lange dauert, tritt diese
rminderung der Leitungsfähigkeit nur in einer kurzen Strecke des Stengels oberhalb des
hnittes ein. Bei Sprossgipfeln, welche, nach dem Abschneiden in Wasser gestellt, zu wel-
n angefangen haben, braucht man nur ein hinreichend langes Stück über den Schnitt
ırch einen neuen, jetzt aber unter Wasser geführten, Schnitt zu entfernen, um den Spross-
)fel bald wieder turgescent werden zu sehen. Bei Sprossgipfeln von 20 und mehr Ctm.
nge, welche in dieser Entfernung von der Spitze noch nicht verholzt waren, genügte
:istens die Entfernung einer 6 Ctm. langen Strecke, um die welken Sprosse wieder tur-
scent zu machen (z. B. bei Helianthus tuberosus, Sambucus nigra, Xanthium echinatum
v. a.). Dieser Versuch beweist unzweideutig, dass die Veränderung, welches auch ihre
ıtur sein möge, nur in dieser relativ kurzen Strecke über dem Schnitt stattfindet. Dass es
ıe Verminderung der Leitungsfähigkeit für Wasser ist, zeigte folgender Versuch: Wenn
ın bei in der Luft abgeschnittenen und in Wasser gestellten Sprossgipfeln von Helianthus
erosus, nachdem ihre Blätter sämmtlich zu welken angefangen haben, die untersten
)ssten Blätter in genügender Zahl entfernt, so beginnen die noch übrigen Blätter und die
ıdknospe nach einiger Zeit wieder zu turgesciren, auch ohne Erneuerung der Schnitt-
che; das für die Transpiration vieler Blätter nöthige Wasser kann also nach dem Ab-
ıneiden in Luft nicht mehr durch den Stengel hinaufgeleitet werden, wohl aber das für
: Verdunstung einiger weniger Blätter nöthige.

Die Ursache der Erscheinung ist also eine Verminderung der Leitungsfähigkeit für
asser in einer kurzen Strecke oberhalb der Schnittfläche des Stengels; dies wird offenbar
ırch den Wasserverlust der Zellen verursacht, den sie durch die Saugung der höher lie-
nden Theile erleiden ohne ihn sogleich wieder durch Aufnahme von unten her ersetzen
können; alle Umstände, welche diesen Wasserverlust fördern, steigern auch die Verän-
rung der Leitungsfähigkeit und verursachen ein rascheres und stärkeres Welken des in
asser gesetzten Sprosses. Man muss daher annehmen, dass die Leitungsfähigkeit der
llen von ihrem Wassergehalt abhängt. Die Wahrscheinlichkeit dieser Annahme wird noch
durch erhöht, dass durch künstliche Steigerung des Wassergehaltes dieser Strecke auch

ihre Leitungsfähigkeit wieder erhöht werden kann, wie die Einpressung des Wass
unten her beweist. Taucht man die veränderte Strecke in Wasser von 35—40 °C., sc
ben sich die welken Sprosse bald und bleiben dann auch, in Wasser von 20° gestellt
lang frisch (Sambucus nigra) oder welken doch viel langsamer (Helianthus tuberosus)

d) Capillar festgehaltenes Wasser im Holz. Wenn die Capillarität der
räume im Holz für die Wasserströmung als unmittelbar unwirksam betrachtet werden
so kommt sie doch für andere, mit der Wasserbewegung mittelbar zusammenhängenc
hältnisse in Betracht. Im Winter und bei anhaltend nassem Wetter im Sommer find
nämlich auch in den Hohlräumen des Holzes viel Wasser neben Luftblasen, welc
weiteren Räume einnehmen. Wie dieses Wasser in die höheren Theile der Bäume g
ist noch unbekannt, möglich dass es durch Thaubildung bei schwankender Tem
geschieht; festgehalten wird es aber zum grossen Theil durch Capillarität; zwar flie
Theil des Wassers aus Bohrlöchern, welche nicht allzuhoch am Stamme angebrach
in manchen Fällen (Birke, Ahorn, Weinstock) aus; es ist anzunehmen, dass diese
fliessende Wasser durch den sogleich noch zu betrachtenden Wurzeldruck emporgel
worden ist; wie weit dieses hinaufreicht, ist noch nicht ermittelt. — Das nicht ausflie
Wasser der Hohlräume bei mangelnder Transpiration wird offenbar durch Capillariti
gehalten, wobei die Luftblasen in den Zellräumen mitwirken; denn Montgolfier und
haben gezeigt, dass in capillaren Räumen, welche Wasser und Luftblasen enthalte
Wasser in hohem Grade unbeweglich ist. Zugleich aber erklärt sich aus dieser Ano
auch die erwähnte Erscheinung, dass bei kaltem Wetter abgeschnittene Holztheile er
Wasser ausfliessen lassen, weil die Luftblasen sich ausdehnen und das Wasser hinau
gen; nachfolgende Abkühlung bewirkt dagegen Einsaugung von Wasser an den S
flächen, weil die sich contrahirenden Luftblasen eine durch den äusseren Luftdruck
stützte Saugung bewirken.

e) Der Auftrieb des Wassers aus der Wurzel in den Stamm[1]). Das
tigste über die Erscheinung selbst wurde schon im Text kurz erwähnt; sie ist im Frei
Pflanzen der verschiedensten Art zu beobachten, wenn diese nur kräftige Wurzels
und ausgebildetes Holz besitzen, so z. B. bei der Birke, dem Ahorn, dem Weinstock,
einjährigen Pflanzen bei der Sonnenrose, der Dahlia, dem Ricinus, dem Tabak, K
Mais, Nessel u. a. Um die Erscheinung genau studiren zu können, ist es zweckmässi
betreffenden Pflanzen lange vorher in grossen Blumentöpfen zu cultiviren, bis sie ein
tiges Wurzelsystem entwickelt haben. Auch in Wasser cultivirte Landpflanzen, z. B.
durch Nährstoffzusätze künstlich ernährt, sind für die Untersuchung sehr geeign
Schneidet man nun den Stamm einer solchen Pflanze 5—6 Ctm. über der Erde qu
glatt weg, setzt man mittels eines Kautschuksrohrs ein Glasrohr auf den Stumpf, s
obachtet man Folgendes: Hatte die Pflanze vor dem Abschneiden Gelegenheit sta
transpiriren, so bleibt die Schnittfläche am Wurzelstumpf anfangs ganz trocken, giess
in das Glasrohr Wasser, so wird dieses sogar aufgesogen[2]); offenbar ist der Holzkörpe
Wurzelstumpfs durch die Transpiration vor der Operation erschöpft worden, er ist wa
arm, nicht nur seine Hohlräume sind leer, sondern vielleicht auch die Holzwände
gesättigt. Nach einigen oder mehreren Stunden jedoch beginnt die Ausscheidung
Wassers im Querschnitt, es steigt im Rohr höher und höher, und die Ausscheidung d
bei geeigneter Behandlung der Pflanze 6—10 Tage fort, indem sie in den ersten Tagen ir
ausgiebiger wird, ein Maximum erreicht und endlich nachlässt, bis sie mit dem Verd
des Wurzelstockes aufhört. Wird der Querschnitt während der Zeit des Wasserausfl
mit Fliesspapier wiederholt abgetrocknet, so sieht man deutlich, dass das Wasser nu

1) Vergl. besonders Hofmeister: »Ueber Spannung, Ausflussmenge und Ausflussgesch
keit von Säften lebender Pflanzen.« Flora 1862, p. 97.

2) Diese Thatsache reicht hin zu beweisen, dass der Wurzeldruck zur Zeit starker T
ation für die Aufwärtsleitung des Wassers bedeutungslos ist.

›m Holzkörper, bei Monocotylen aus den Xylembündeln der einzelnen Stränge hervorquillt, ıd dass es vorwiegend aus den Oeffnungen der grösseren Gefässe kommt. Dass das aus- ·flossene Wasser vorher durch die Wurzeln aus dem Boden aufgenommen wird und nicht wa bloss aus dem Vorrath des Wurzelstockes, geht ohne Weiteres daraus hervor, dass die n Querschnitt austretenden Volumina nach einigen Tagen grösser sind als das ganze Vo- men des Wurzelstockes. Das ausfliessende Wasser enthält unter den hier genannten ›dingungen nur Spuren von organischen Stoffen gelöst, dagegen lassen sich leicht Mineral- ›standtheile, zumal Kalk, Schwefelsäure, Phosphorsäure, Chlor u. a. nachweisen, Stoffe, elche die Pflanze aus dem Boden aufnimmt. Das im Frühjahr aus Bäumen, wie Birken ıd Ahorn, aus Bohrlöchern ausfliessende Wasser enthält aber auch beträchtliche Mengen ›n Zucker und Eiweissstoffen, da es in den Höhlräumen des Holzes längere Zeit stagnirend ›rt Gelegenheit findet, diese Stoffe aus den geschlossenen, lebendigen Zellen des Holzes ıd des umliegenden Parenchyms aufzunehmen, was bei dem raschen Ausfluss aus klei- ›ren Wurzelstöcken rasch wachsender Pflanzen im Sommer nicht oder nur in geringem rade zu erwarten ist.

Um die Ausflussmengen zu bestimmen, kann man als Ansatzrohr eine engere Bürette enutzen, wo sich bei einigermassen kräftiger Ausscheidung die Volumina stündlich in ubikcentimetern ablesen lassen; jedoch ändert sich dabei der auf der Schnittfläche lastende Vasserdruck. Um dies zu vermeiden, setzt man auf den Stumpf ein Rohr von der Form wie n Fig. 438 *B*, an welches man statt des Manometers ein dünnes Röhrchen befestigt, dessen reies Ende abwärts gebogen ist und in eine graduirte Bürette reicht; sind die Glasaufsätze leich anfangs mit Wasser gefüllt, so tropft nun soviel in die Bürette, als am Querschnitt aus- ;eschieden wird, und der Druck bleibt dabei constant. Bei diesem Verfahren sieht man, dass lie Ausflussmenge von Tag zu Tag, von Tageszeit zu Tageszeit, selbst von Stunde zu Stunde chwankt; die causalen Beziehungen dieser Schwankungen des Ausflusses, die wohl auf der Thätigkeit der Wurzeln beruhen, sind jedoch noch nicht bekannt; ja es scheint sogar, als ob hier eine von Temperatur und Feuchtigkeit des Bodens unabhängige Periodicität sich geltend machte [1]).

Die Messung des Druckes, unter welchem der Ausfluss an der Schnittfläche noch mög- ich ist, kann durch den Apparat Fig. 438 stattfinden, wo die Niveaudifferenz des Queck- silbers $q'-q$ diesen Druck angiebt. Allein auf diese Weise wird nur der Druck gemessen, len das ausfliessende Wasser noch am Querschnitt zu überwinden vermag; aber offenbar hat es schon vorher im Inneren des Wurzelstockes andere Widerstände überwunden, deren Grösse unbekannt ist. In dieser Beziehung war mir von Interesse zu wissen, wie gross die Differenz des Ausflusses ist, wenn von zwei gleichen Wurzelstöcken der eine am Querschnitt gar keinen Druck, der andere einen beträchtlichen aber constanten Druck zu überwinden hat. Bedeutet (in Fig. 440) *a* den abgeschnittenen Stamm einer im Topf erwachsenen Sonnen- rose oder dergl., *c*, *d*, *e* das Ansatzrohr, welches mittels des Kautschukrohres *b* aufgesetzt st, und *f* ein abwärts gebogenes Glasrohr, welches zunächst (nicht wie in der Fig.) mit einem freien Ende über den Topfrand hinausragend in eine Bürette reicht, indem die Oeff- nung von *f* genau im Niveau des Stammquerschnittes liegt, so hat man nach Füllung des Rohrs *c*, *d*, *e*, *f* mit Wasser den Apparat für Beobachtung des Ausflusses unter dem Druck Null am Querschnitt. Ein zweiter Wurzelstock, von einer genau gleichalten und gleich- kräftigen Pflanze in gleichgrossem Topf, wird mit dem Apparat wie in Fig. 440 versehen, wo das Ausflussrohr *f* durch den gut befestigten Kork *g* in das Gefäss *h* reicht. Dieses ent- hält oben Wasser, unten Quecksilber; ein Rohr *k* steigt von dem Kork *i* aus bis zu einer bestimmten Höhe und ist am freien Ende umgebogen, *o*, wo es in eine graduirte Röhre reicht. Ist der Apparat so hergerichtet, dass z. B. die Ausflussöffnung *o* um 15 Ctm. über dem Niveau *n* liegt, so drückt die Quecksilbersäule $on = 15$ Ctm. auf das Wasser *h* und

1) Ausführliche Untersuchungen darüber werden soeben (Sommer 1872) von Baranetzky in meinem Laboratorium gemacht.

mittels dessen auf den Querschnitt bei *b*. Tritt aus diesem Wasser aus, so wird dieses nach *h* gedrückt, und ein gleiches Volumen Quecksilber fliesst bei *o* aus; das ausgestossene Quecksilber sammelt sich in der graduirten Röhre, und sein Niveau gestattet von Stunde zu Stunde die Ablesung der am Querschnitt ausgetretenen Wassermengen; diese werden mit dem des anderen Apparates, wo kein Druck stattfindet, verglichen. — Bei längerer Beobachtungszeit sinkt das Niveau *n*, die Druckhöhe *o, n* steigt ein wenig; es ist jedoch leicht, dieselbe wieder auf die ursprüngliche Grösse zu bringen, indem man etwa alle 12 Stunden neues Quecksilber eingiesst.

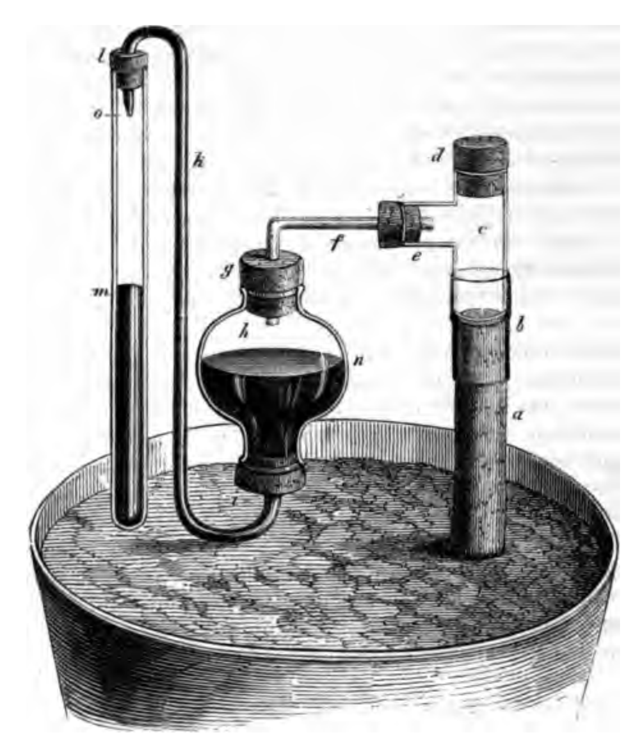


Fig. 440. Apparat zur Messung des Wurzeldruckes bei höherem und constantem Druck am Querschnitt. Der Kork bei *l* hat einen seitlichen Einschnitt, um bei dem Eintropfen des Quecksilbers die Luft herauszulassen.

In dieser Weise wurden von mir im Sommer 1870 zwei von sehr gleichen Sonnenrosen entwickelte Wurzelstöcke 5 Tage lang beobachtet[1]; es ergab sich, dass die Ausflussdifferenzen ziemlich gering waren, obgleich der Druck in dem einen Falle = 0, der im anderen = 17 Ctm. Quecksilber war; in den ersten 33 Stunden betrug nämlich der Ausfluss ohne Druck am Querschnitt 26,45 Cc., mit einem Druck von 17 Ctm. Quecksilber aber 20,9 Cc.; dabei hatte eine plötzliche Aenderung des Quecksilberdruckes um 1—2 Ctm. keine merkliche Veränderung der Ausflussgeschwindigkeit zur Folge.

Es handelt sich nun darum, eine Vorstellung davon zu gewinnen, wie dieser mächtige Auftrieb des Wassers im Holz des Wurzelstocks zu Stande kommt; wie geschieht es, dass das an den Wurzeloberflächen aufgesogene Wasser in die Hohlräume des Holzes nicht nur übertritt, sondern sogar mit einer Kraft in diese hineingepresst wird, dass es im Stande ist, am Querschnitt noch so bedeutende Widerstände zu überwinden; denn es leuchtet ein, dass das oben ausquellende Wasser unten an den Wurzeloberflächen eingesogen worden ist; diese Saugung kann nur durch die endosmotische Wirkung der Parenchymzellen der Wurzelrinde vermittelt werden; nimmt man an, dass die endosmotische Kraft derselben sehr gross ist, so wird sich in ihnen eine grosse Turgescenz entwickeln, welche endlich dahin führt, dass ebensoviel Wasser durch die Zellwände hindurch nach den Hohlräumen des Holzes filtrirt, als von aussen her durch Endosmose aufgesogen wird; die endosmotisch überfüllten Parenchymzellen pressen das vermöge der Endosmose in sie eindringende Wasser in die Gefässe und zwar mit solcher Kraft, dass das oben aus den Gefässen ausquellende

1) Die ganze weitläufige Beobachtungsreihe kann hier nicht aufgenommen werden.

Wasser noch im Stande ist, einen bedeutenden Druck zu überwinden; selbstverständlich muss nach dieser Vorstellungsweise dieser am Querschnitt wirkende Druck nach den Gesetzen der Hydrostatik auch an der Innenseite der Gefässzellen, welche das Wasser aus den turgescirenden Parenchymzellen aufnehmen, herrschen; ausserdem hat aber das in sie eintretende Wasser den Filtrationswiderstand der Zellhäute zn überwinden. Diese Widerstände muss die Endosmose der Wurzelrindenzellen überwinden. Da wir die Grösse der endosmotischen Kraft nicht kennen, aber Grund zu der Annahme haben, dass dieselbe viel grösser ist, als directe Versuche (von Dutrochet) an thierischen Häuten ergaben, so wäre die hier vorgetragene Vorstellungsweise sehr einleuchlend; eine Schwierigkeit findet sich jedoch bei der Beantwortung der Frage, warum die turgescirenden Wurzelrindenzellen nur nach dem Holzkörper hin Wasser auspressen, nicht aber auch nach aussen hin. Hier könnte man sich jedoch mit der Annahme helfen, dass die Molecularstruktur der Zellen auf der Aussenseite eine andere sei, dass sie in der Richtung von aussen nach innen geeigneter sind, endosmotisch zu wirken, in der Richtung gegen den Holzkörper hin aber geeigneter für die Filtration unter hohem endosmotischen Druck. Es ist jedoch zu beachten, dass diese Annahme zunächst nur eine Hypothese ist, um die Vorgänge in der Wurzel einigermassen erklärlich zu finden. Die Ausscheidung von Wassertropfen an der oberen Zelle eines wenigzelligen Pilzes, des Pilobolus crystillinus (Mucorinee), an den in feuchter Luft wachsenden Wurzelhaaren von Marchantia u. dgl., zeigt übrigens, dass endosmotisch gespannte Zellen in der That Wasser an gewissen Stellen ausfiltriren können, und nicht anders kann man sich den Vorgang bei der Excretion des Nectars in den Blüthen denken; auch hier müssen offenbar die abscheidenden Zellen den Saft oder das Wasser mit grosser endosmotischer Kraft auf der einen Seite aufnehmen und es dann an der anderen Seite auspressen. Dass dabei nicht etwa ein Druck von der Wurzel her unmittelbar mitwirkt, beweist die Thatsache, dass diese oft sehr reichliche Wasserausscheidung, wie z. B. in der Blüthe von Fritillaria imperialis auch dann stattfindet, wenn man abgeschnittene Inflorescenzen einfach in Wasser stellt; dadurch unterscheiden sich diese Saftabscheidungen von der Tropfenausscheidungen an Blättern vieler Pflanzen, die nur dann eintritt, wenn sie noch mit der Wurzel in Verbindung sind, und die offenbar eben durch die Triebkraft der Wurzel verursacht wird (Aroideen u. a.). Es kommt jedoch auch vor, dass an Querschnitten des Gewebes Wassertropfen ausgeschieden werden, während ein anderer Querschnitt des Organs das Wasser aufsaugt; so fand ich es z. B. bei jungen Halmstücken verschiedener Gräser, die 6—10 Ctm. lang und unten abgeschnitten mit dem unteren Ende in feuchtem Land steckten; das vordere freie Ende schied dann im dampfgesättigten finsteren Raume wiederholt und dauernd Wassertropfen aus. Hier wirkten offenbar die Parenchymzellen des unteren Schnittes wie Wurzelrindenzellen endosmotisch aufsaugend. und wahrscheinlich pressten sie das eingesogene Wasser in die Gefässe, aus denen es dann an den Schnittflächen austrat.

f) Das Zusammenwirken der Transpiration, Leitung und Aufnahme des Wassers durch die Wurzeln findet unter den gewöhnlichen und günstigen Vegetationsbedingungen in der Weise statt, dass durch die Wurzeln nahezu ebensoviel Wasser aufgenommen und durch das Holz hinaufgeleitet wird, als oben an den Blättern verdunstet; so lange dieses Verhältniss besteht, ist die Pflanze in allen Theilen turgescent und straff; und umgekehrt darf man aus der unveränderten Turgescenz und Straffheit der Blätter und Internodien schliessen, dass die Zuleitung des Wassers ungefähr ebenso ausgiebig ist als seine Verdunstung an den Blättern; daher kann man im Allgemeinen auch, unter diesen Verhältnissen, die Quantität des verdunsteten Wasser als das Maass der Saugung der Wurzel (oder an einem Querschnitt) und umgekehrt die beobachtete Saugung als das Maass der Verdunstung an den Blättern gelten lassen. Da jedoch die Gewebe im Stande sind mehr oder weniger zu turgesciren, ohne dass dieses unmittelbar bemerklich wird, so brauchen Transpiration und Saugung einander nicht gerade genau gleich zu sein; für die meisten Beobachtungen darf aber die etwaige kleine Differenz unbeobachtet bleiben, so lange nicht wirklich bemerkbare Erschlaffung, d. h. Welken, verursacht durch Collabescenz der Zellen

bei stärkerer Verdunstung und schwächerer Saugung eintritt, oder so lange nicht im entgegengesetzten Fall Ausscheidung von Wassertropfen an Blättern eingewurzelter Pflanzen erfolgt. Nur wo es sich um längere Beobachtungszeiten bei noch wachsenden Pflanzen handelt, wird man auch die relativ kleinen Wassermengen zu berücksichtigen haben, die zur Volumenzunahme der wachsenden Organe nöthig sind.

Ohne auf die verschiedenen Fälle näher einzugehen, welche hier möglich sind[1], soll nur darauf hingewiesen werden, dass das Welken die Folge davon ist, dass mehr Wasser verdunstet, als durch die Wurzeln oder durch einen Querschnitt des Sprosses aufgenommen wird; diess findet im Allgemeinen nur dann statt, wenn die Transpiration sehr beträchtlich, oder wenn der Boden sehr trocken ist, oder wenn bei abgeschnittenen Sprossen die Leitungsfähigkeit im Stengel gestört ist. Die im Text erwähnte Ausscheidung von Wassertropfen ist dagegen die Folge davon, dass die Blätter weniger Wasser verdunsten, als die Wurzeln aufnehmen und in die oberen Organe hinaufpressen; befestigt man in dem Kork *k* in Fig. 439 einen Kartoffelspross, ein Aroideenblatt, einen abgeschnittenen Maisstengel u. dgl., und lässt man bei schwacher Verdunstung einen Quecksilberdruck von 10—12 Ctm. längern Zeit wirken, so treten an denselben Stellen der Blattspitzen oder Ränder Wassertropfen aus, wo es sonst an bewurzelten Pflanzen am Abend und in der Nacht oder bei feuchtem Wetter geschieht; ebenso kann man die Tropfenausscheidung bei eingewurzelten Pflanzen verstärken oder hervorrufen, wenn man die Erde erwärmt und die Blätter mit einer Glasglocke bedeckt um die Verdunstung zu hindern[2].

Für die durch starke Transpiration bedingte Wasserströmung im Holz dürfte die Triebkraft der Wurzel, die sich an abgeschnittenen Stöcken und bei sehr geringer Verdunstung so auffallend geltend macht, kaum von erheblichem Nutzen sein; die schon erwähnte Thatsache, dass stark transpirirende Pflanzen durch ihren entgipfelten Wurzelstock am Querschnitt anfangs Wasser einsaugen, statt solches auszustossen, zeigt, dass die Triebkraft der Wurzel nicht hinreichend rasch wirkt um bei stark transpirirenden Pflanzen die Gefässe auch nur des Wurzelstockes vor völliger Entleerung zu schützen, d. h. die Kraft, die im Wurzelstock das Wasser emportreibt, ist zwar gross, wie wir gesehen, aber sie wirkt zu langsam, um bei rascher Verdunstung mit in Betracht zu kommen.

Zu demselben Schluss gelangt man, wenn man die Wassermassen vergleicht, welche in gleichen Zeiten von dem Wurzelstock einer Pflanze ausgeschieden, und die, welche von dem Gipfeltheil derselben am Querschnitt aufgesogen werden; die Saugung des Gipfels ist immer viel beträchtlicher als der Ausfluss aus dem Wurzelstock, auch dann, wenn jener durch sein Welken anzeigt, dass die Leitungsfähigkeit seines Holzes gestört ist, dass er weniger aufnimmt, als er im normalen Zustand aufnehmen würde. So betrug z. B. die Saugung des abgeschnittenen belaubten Gipfels einer Tabakspflanze in 5 Tagen 200 Cc., während der Wurzelstock nur 15,7 Cc. ausschied; ebenso bei Cucurbita Pepo die Saugung (bei starkem Welken) 14 Cc. die Ausscheidung des Wurzelstockes nur 11,4 Cc.; von einer Sonnenrose sog der welkende Gipfeltheil in einigen Tagen 95 Cc. auf, während der Wurzelstock nur 52,9 Cc. ausschied; auch wenn man die Function in kürzeren Zeiten vergleicht, ist das Verhältniss gleichsinnig.

Aus diesen Thatsachen folgt aber, dass abgesehen von den Zeiten, wo die Transpiration gering ist, oder wo sogar Wasser an den Blättern in Tropfen ausgeschieden wird, der Wurzeldruck an der unverletzten Pflanze überhaupt gar nicht existirt[3]; dass er erst nach dem

1) Vergl. Rauwenhoff: Phytophysiologische Bijdragen in Versagen en Mededeelingen der Koniglijke Akademii van Wetenschappen, Afdeeling Natuurkunde, 2de Reeks, Deel III, 1868, wo jedoch die hier unentbehrlichen thermometrischen Beobachtungen fehlen.

2) Die Tropfenausscheidung an Blatträndern bei Pflanzen, deren Wurzeln in feuchter, warmer Erde stehen, deren Belaubung sich in feuchter Luft befindet, ist eine ganz allgemeine Erscheinung, wie ich aus langjähriger Erfahrung weiss.

3) Hiernach ist das in der ersten Auflage an betreffender Stelle Gesagte zu berichtigen.

Aufhören der Verdunstung und Saugung, oder wenn diese sehr gering werden, zu Stande kommt. Die Erschöpfung des Wurzelstockes einer stark transpirirenden Pflanze (gleich nach dem Abschneiden) beweist vielmehr, dass eine bewurzelte Pflanze sich ganz ähnlich verhält wie ein abgeschnittener Spross; wie dieser das Wasser aus einem Behälter durch Saugung aufnimmt, so nimmt auch das durch Verdunstung wasserarm gewordene Holz des Wurzelstockes das Wasser aus den endosmotisch thätigen Wurzelrindenzellen durch Saugung auf, wobei es noch dahin gestellt bleibt, ob nicht vielleicht in solchen Fällen die Zellinhalte der Wurzelrindenzellen ganz ausser Betracht kommen, indem es denkbar ist, dass die durch Imbibition oder Flächenwirkung vermittelte Saugung der Zellhäute selbst bis an die Wurzeloberflächen reicht.

g) Die der Transpiration dienenden mit Cuticula überzogenen Theile der Landpflanzen scheinen nicht die Fähigkeit zu besitzen, das Wasser, von welchem sie benetzt werden, z. B. den Regen und Thau, der sich auf den Blättern niederschlägt, in erheblicher Menge einzusaugen. So lange die Gewebe und Blätter an der unverletzten bewurzelten Pflanze turgesciren und von unten her mit Wasser versorgt werden, ist ohnehin eine merkliche Aufnahme durch die Blattflächen selbst, wenn diese auch völlig benetzt sind, nicht zu erwarten, da nicht abzusehen ist, wohin das Wasser in den ohnehin überfüllten Zellen kommen sollte[1]; aber auch, wenn die eingewurzelte Pflanze welkt, ist noch fraglich, ob die Erfrischung derselben durch Benetzung der Blätter darauf beruht, dass diese das Wasser aufnehmen, da ein Nachschub von unten her nicht ausgeschlossen ist; stark abgewelkte Sprosse, mit Ausschluss der Schnittfläche in Wasser getaucht, werden nicht oder nur sehr langsam turgescent, und auch hier bleiben Zweifel über die Aufnahme von Wasser durch die Blattoberflächen.

Dem entsprechend fand auch Duchartre[2], dass eingewurzelte Pflanzen (Hortensia, Helianthus annuus), die wegen der Trockenheit der Erde im Topf am Abend welk geworden waren, sich nicht erholten, nicht turgescent wurden, als sie eine Nacht lang vom Thau reichlich benetzt wurden (die Töpfe, in denen die Wurzeln sich ausbreiteten, waren mit einer abschliessenden Hülle versehen). In dieser Beziehung verhalten sich selbst die epidendrischen Orchideen, Tillandsien u. a. ähnlich; auch sie nehmen weder Wasser noch Wasserdunst durch die Blätter, letzteren selbst nicht durch die Wurzeln in erheblicher Menge auf; das Wasser, welches sie zu ihrer Transpiration und ihrem Wachsthum bedürfen, muss ihnen in der Natur in Form von Regen oder Thau, welcher die Wurzelhüllen oder Wundflächen benetzt, zugeführt werden[3].

Wenn Landpflanzen an einem heissem Tage welken und am Abend wieder turgesciren, so ist das Folge der verminderten Transpiration bei zunehmender Kühle und Luftfeuchtigkeit am Abend unter fortdauernder Thätigkeit der Wurzeln, nicht aber Folge von Aufsaugung des Wasserdampfes oder des Thaues durch die Blätter. Ebenso erfrischt der Regen welke Pflanzen nicht dadurch, dass er in die Blätter eindringt, sondern dadurch, dass er sie benetzend ihre weitere Transpiration sistirt und den Wurzeln Wasser zuführt, das diese den Blättern zusenden. Ein einfaches Experiment wird auch den Anfänger in diesen Dingen leicht belehren; man schliesse den Topf, in welchem eine belaubte Pflanze erwachsen ist, in ein gläsernes oder metallenes Gefäss ein, das oben mit halbirten Deckeln versehen ist und so den Stengel umgreifend die Erde des Topfes abschliesst. Ist die Erde trocken, so welkt die Pflanze; deckt man nun eine Glasglocke darüber, so wird sie wieder turgescent, um nach der Wegnahme der Glocke aber-

---

1) Diese einfache Erwägung hat Duchartre bei seinen Versuchen (bulletin de la société botanique de France, 24 Fevrier 1860) ausser Acht gelassen; auch sonst sind diese Versuche sehr mangelhaft.

2) Duchartre l. c. 1857, p. 940—946.

3) Duchartre: Expériences sur la végét. des pl. épiphytes etc. (société imp. et centrale d'horticulture Janvier 1856, p. 67) und comptes rendus 1868, LXVII, p. 775.

mals zu welken. Dies zeigt, dass das Welken von gesteigerter, das Turgesciren von verminderter Verdunstung der Blätter herrührt, während die Wurzeln nur sehr wenig Wasser in die Pflanze einführen. Lässt man abgeschnittene Sprosse abwelken und hängt sie sodann in einer mit Wasserdampf nahezu gesättigten Luft auf, so werden die Blätter und jüngeren Internodien wieder frisch, obgleich das Ganze durch Verdunstung noch leichter wird; die Erscheinung beruht darauf, dass das Wasser aus den älteren Stengeltheilen sich in die abgewelkten jüngeren hinaufzieht, wie aus den Experimenten Prillieux's zu schliessen ist[1]).

§ 3. **Bewegungen der Gase in den Pflanzen**[2]). Jede wachsende oder sonst in Lebensthätigkeit begriffene Pflanzenzelle nimmt beständig atmosphärischen Sauerstoff in sich auf und giebt dafür ein ungefähr gleiches Volumen Kohlensäure zurück. Die chlorophyllhaltigen Zellen haben zudem noch die Fähigkeit, unter dem Einflusse des Sonnenlichts Kohlensäure von aussen her in sich aufzunehmen und gleichzeitig ein fast gleiches Volumen Sauerstoff (gemengt mit Stickstoff) abzuscheiden. Entsprechend der Ausgiebigkeit der chemischen Processe, welche innerhalb der Zellen stattfinden, sind die dadurch veranlassten Bewegungen der Gase von sehr verschiedener Geschwindigkeit; die Bildung von Kohlensäure auf Kosten des atmosphärischen Sauerstoffs findet zwar beständig und in allen Zellen statt, aber die Quantitäten, um die es sich hier handelt, sind gering im Vergleich zu den grossen Mengen von Kohlensäure, welche in den grünen Geweben zersetzt werden, und für welche gleiche Volumina Sauerstoff austreten; eine Vorstellung von der Ausgiebigkeit des letztgenannten Vorgangs gewinnt man durch Beachtung der Thatsache, dass ungefähr die Hälfte des Trockengewichts der Pflanzen aus Kohlenstoff besteht, der seinerseits durch Zersetzung atmosphärischer Kohlensäure in den chlorophyllhaltigen Geweben unter Mitwirkung des Lichts gewonnen wird.

Sauerstoff und Stickstoff sind bekanntlich permanente Gase, die Kohlensäure ist es innerhalb der Grenzen der Vegetationstemperatur und noch weit unterhalb derselben; der Wasserdampf (Wassergas) dagegen wird innerhalb dieser Grenzen aus flüssigem Wasser erst erzeugt und selbst unter Umständen wieder in flüssiges Wasser zurückverwandelt; abgesehen von diesem Unterschiede, verhält sich der Wasserdampf übrigens bezüglich der hier zu betrachtenden Verhältnisse ähnlich wie jene Gase.

Je nachdem es sich nun darum handelt, ob die Gase eine geschlossene Zellhaut durchdringen, sich im Zellsaft verbreiten, in das Protoplasma, die Chlorophyllkörner u. s. w. eindringen oder aus ihnen austreten, oder ob sie im elastischen Zustande die Intercellularräume, Gefässröhren, saftfreie Zellen oder grosse Lufträume zwischen den Geweben erfüllen, ist die Form ihrer Bewegung entweder eine moleculare Diffusionsbewegung oder eine ausschliesslich auf der Expansivkraft beruhende Massenbewegung; jene Diffusionsbewegungen streben dahin, Gleichgewichtszustände herbeizuführen, welche von dem jeweiligen Absorptionscoëfficienten des Gases für eine bestimmte Zellflüssigkeit, von dem Molecularzustand der Zellhaut u. s. w., von der Temperatur, dem Luftdruck abhängen; diese Bedingungen aber ändern sich beständig, und noch mehr wird das etwa

1) Prillieux in Comtes rendus 1870, II, p. 80.

2) Sachs: Handbuch der Experim.-Physiol. p. 243. — Müller: Jahrb. f. wiss. Bot. VII, p. 145.

erzielte Gleichgewicht durch die chemischen Umsetzungen, auf denen der Stoffwechsel, die Assimilation und das Wachsthum beruht, beständig gestört, so dass Ruhezustände nur selten eintreten können; der gewöhnliche Zustand der in den Zellen diffundirten Gase in der Pflanze ist der der Bewegung.

Aber auch die in den Hohlräumen der Pflanze befindlichen Gasmassen sind für gewöhnlich nicht in Ruhe; durch die Entbindung von Kohlensäure oder Sauerstoff in den Zellen, oder durch deren Absorption wird das Gleichgewicht auch in den benachbarten Hohlräumen gestört, ebenso wirken Aenderungen des Luftdruckes und der Temperatur: auch die Biegungen der Stengel und Blattstiele unter dem Winde bewirken Pressungen und Dilatationen der die Hohlräume erfüllenden Gase, die ihrerseits zu Gasströmungen im Innern Anlass geben. Die Geschwindigkeit der Bewegung in den Hohlräumen wird je nach der Weite derselben eine sehr verschiedene sein; innerhalb der sehr engen Intercellularräume des gewöhnlichen Parenchyms wird die Bewegung selbst unter namhaftem Druck eine langsame und wenig ausgiebige sein, gegenüber den raschen Strömungen, die in den grossen Intercellularen der meisten Laubblätter und ähnlicher Organe, oder gar in den weiten Luftcanälen hohler Stengel oder in den Lacunen des Gewebes der Wasserpflanzen möglich sind.

Versucht man es, von diesen allgemeinen Gesichtspunkten ausgehend, die gewöhnlichen Vorkommnisse in bestimmteren Umrissen darzustellen, so wäre ungefähr Folgendes hervorzuheben:

a. Einzeln lebende Zellen, sowie die Glieder einer Zellreihe, Zellfläche, wie man sie bei Algen, Pilzen, Moosen findet, sind dadurch ausgezeichnet, dass sie unmittelbar an ihrer Oberfläche mit der Luft oder mit dem gashaltigen umgebenden Wasser sich in Berührung finden. Es kommt hier also wesentlich nur darauf an, dass die Gase durch Diffusionsbewegungen in die Zelle ein- und aus ihr wieder austreten. Ist z. B. eine derartige chlorophyllreiche Zelle dem Sonnenlichte ausgesetzt, so wird die von ihr absorbirte Kohlensäure zersetzt, es dringt daher beständig neue Kohlensäure von aussen ein, weil so die Sättigung der Zellsäfte mit diesem Gase verhindert wird, dagegen wird immerfort Sauerstoff entbunden, der Zellsaft empfängt mehr, als er halten kann, und giebt den Ueberschuss durch Diffusion nach aussen hin ab; so stellen sich also unter den genannten Bedingungen zwei entgegengesetzte, moleculare Strömungen her, welche die Zellhaut, das Protoplasma und den Zellsaft durchsetzen; indem sich kohlenstoffhaltige Producte in der Zelle auf Kosten der zersetzten Kohlensäure bilden, ist zugleich diese Zersetzung selbst die Ursache, dass immer neue Mengen von Kohlensäure in die Zelle hineindiffundiren; je schneller die Zersetzung derselben, desto rascher ist auch der Ersatz. — Aehnlich, aber entgegengesetzt, gestalten sich die Verhältnisse bei der chlorophyllhaltigen Zelle im Finstern, und bei chlorophyllfreien Zellen jederzeit, indem sie Sauerstoff aufnehmen und Kohlensäure bilden, nur ist der Vorgang ein viel langsamerer, viel weniger ausgiebig. — Die Zelle wirkt wie ein Anziehungscentrum für das Gas, welches in ihr zersetzt, wie ein Abstossungscentrum für das Gas, welches in ihr erzeugt wird. — Diese Regel gilt nun auch für die einzelnen Zellen eines Gewebekörpers, nur dass in diesem Falle die Verhältnisse complicirter werden, insofern die Diffusionsströmungen der Gase nicht mehr zwischen den Zellen und einer verhältnissmässig unendlich grossen äusseren Gasmasse, sondern zwischen Zellen und Zellen einerseits, zwischen Zellen und beschränkten inneren Lufträumen andererseits stattfinden.

b. Unter den aus Gewebemassen bestehenden Pflanzen sind zunächst die submersen Wasserpflanzen deshalb von besonderem Interesse, weil bei ihnen die Intercellularräume nicht durch zahlreiche Spaltöffnungen nach aussen münden, sondern mit grossen Hohlräumen communiciren, welche im Innern des Gewebes durch Auseinanderweichen ausgedehnter Zellschichten, oder durch Zerreissung entstehen, ähnlich verhalten sich auch die

unterirdischen Stämme der Equiseten und vieler Sumpfpflanzen. Unverletzte Pflanzen dieser Art sind nach aussen hin luftdicht abgeschlossen, die in den Hohlräumen sich sammelnden Gase können nur aus den umgebenden Geweben stammen, die ihrerseits aus dem umspülenden Wasser Sauerstoff, Stickstoff und Kohlensäure durch Gasdiffusion aufnehmen; diese Gase werden nicht ohne Weiteres durch die Gewebeschichten hindurch diffundiren, sondern innerhalb derselben verändert; einmal in den Binnenräumen angesammelt, werden sie noch ferner von den chemischen Processen in den umgebenden Geweben beeinflusst. Eine chlorophyllhaltige submerse Wasserpflanze nimmt z. B. unter dem Einflusse des Sonnenlichts von aussen her Kohlensäure auf, und wenigstens ein Theil des abgeschiedenen Sauerstoffs sammelt sich in den Binnenräumen; bei eintretender Verdunkelung hört dieser Vorgang auf, der angesammelte Sauerstoff wird nun von den Gewebeflüssigkeiten absorbirt und nach und nach in Kohlensäure verwandelt, die ihrerseits in die Hohlräume zurück, aber auch zum Theil durch die Gewebeschichten hindurch in das umgebende Wasser diffundiren kann. Diess, sowie die verschiedenen Diffusionsverhältnisse der Gase bewirken, dass die in den Binnenräumen enthaltene Luft im Allgemeinen eine ganz andere quantitative Zusammensetzung hat, als die des umgebenden Wassers, dass diese Zusammensetzung einem beständigen Wechsel unterworfen ist. Aber nicht blos die chemische Zusammensetzung des Gases in den Hohlräumen wird auf diese Weise verändert, auch der Druck unterliegt Schwankungen; sammelt sich bei hinreichender Beleuchtung in den Hohlräumen der aus den grünen Geweben entbundene Sauerstoff rasch an, so geräth das Gas unter hohen Druck, es entweicht bei Verletzung der umgebenden Gewebeschichten mit Gewalt. Die grössere Diffusionsgeschwindigkeit der Kohlensäure und ihre langsamere Entstehung im Gewebe unter den hier obwaltenden Verhältnissen lässt dagegen eine stärkere Spannung derselben in den Hohlräumen der verdunkelten Pflanze nicht leicht zu Stande kommen.

In mehr untergeordneter und secundärer Weise betheiligt sich das atmosphärische Stickgas an allen diesen Vorgängen; zwar fehlt es der in den Hohlräumen enthaltenen Luft niemals, gewöhnlich ist es in grossen Quantitäten neben Kohlensäure und Sauerstoff vorhanden; so namhaften und raschen Schwankungen und Bewegungen wie diese unterliegt es aber nicht, da es bei dem Stoffwechsel im Gewebe weder verbraucht noch entbunden wird.

c) Die Landpflanzen unterscheiden sich von den Wasserpflanzen dadurch, dass ihre inneren Hohlräume, sofern sie vorhanden sind [1], durch die Spaltöffnungen der Epidermis mit der Atmosphäre unmittelbar communiciren. Die anatomischen Befunde zeigen unmittelbar, dass diese Organe nur die Ausführungsgänge der Intercellularräume sind, die in der ganzen Pflanze zusammenhängen; Versuche haben gelehrt, dass diese ihrerseits mit den Hohlräumen der Gefässe und Holzzellen stellenweise in offener Verbindung stehen. Die grossen, auch bei Landpflanzen (hohlen Stengeln, Blättern, Früchten u. s. w.) häufigen Lufthöhlen, die Holzröhren (Gefässe), Holzzellen, die meist äusserst engen capillaren Intercellularräume des Parenchyms bilden also ein System unter sich communicirender lufterfüllter Hohlräume, die sämmtlich unten an der Wurzel geschlossen sind, oben aber an den Blättern, Internodien u. s. w. durch unzählige, äusserst enge capillare Oeffnungen, die Spaltöffnungen, nach aussen münden.

Was unter b) von den Veränderungen der Binnenluft in den Hohlräumen der Wasserpflanzen gesagt wurde, gilt im Allgemeinen auch von der der Landpflanzen, aber die Ausgleichung der Druckdifferenzen an verschiedenen Stellen eines grossen Pflanzenkörpers wird hier durch die Gefässröhren, die Ausgleichung zwischen innerer und äusserer Luft durch die Spaltöffnungen begünstigt. Allein diese Ausgleichung geht im Allgemeinen ungemein langsam von Statten, weil die Spaltöffnungen bei ihrem sehr geringen Durchmesser in kur-

---

1) Grosse Pilzkörper und Flechten sind zwar ohne Spaltöffnungen, ihre innere Luft (zwischen den Hyphen) steht aber gewiss wenigstens stellenweise durch Lücken zwischen den oberflächlichen Hyphen mit der umgebenden Luft in Verbindung; die Laubmoosstengel besitzen weder innere Holräume noch Spaltöffnungen, die Sporenkapsel derselben Beides.

zer Zeit nur geringe Gasvolumina durchströmen lassen, es können daher trotz der offenen Verbindung, die sie herstellen, doch zeitweilig namhafte Druckdifferenzen und grosse Verschiedenheiten in der Mischung der inneren und äusseren Gase vorhanden sein, ähnlich wie bei den Wasserpflanzen. Uebrigens ist nicht zu verkennen, dass Gewebeschichten, in denen ein rascher Gasaustausch vor sich geht, mit einer an Spaltöffnungen reicheren Epidermis überzogen sind als solche, die bei langsamem Wachsthum und Stoffwechsel einen minder ausgiebigen Gasaustausch brauchen; dazu kommt noch, dass Organe mit dünner Cuticula besser befähigt sind, ihren Gaswechsel durch Gasdiffusion zu bewirken, als solche, deren Epidermis eine dickere Cuticula besitzt, welche den Gasdiffusionsstrom verlangsamt; daher erklärt es sich, dass die Wurzeln keine Spaltöffnungen brauchen, da sie bei langsamer Massenzunahme und bei der dünnwandigen, schwach cuticularisirten Epidermis den Austausch von Sauerstoff und Kohlensäure durch Diffusion allein bestreiten können, während die Laubblätter bei dicker Cuticula zahlreiche Spaltöffnungen brauchen, um die grossen Volumina von Kohlensäure gegen eben so grosse von Sauerstoff im Sonnenscheine schnell auszutauschen. Auch rasch wachsende chlorophyllfreie Schmarotzer und Blüthen besitzen, wenn auch spärlicher, Spaltöffnungen, weil sie viel Sauerstoff aufnehmen und Kohlensäure ausscheiden. — Wenn an älteren Stammtheilen und Wurzeln die Epidermis durch Korkperiderm ersetzt wird, so sind sie äusserlich (abgesehen von etwaigen Rissen) nicht nur im gewöhnlichen Sinne luftdicht abgeschlossen, sondern auch der Gasaustausch durch Diffusion hört dann so gut wie ganz auf; dieser Fall tritt aber nur bei solchen Pflanzentheilen ein, deren Fibrovasalstränge luftführende Gefässe, meist auch luftführende Holzzellen bilden, durch welche also von innen her ein Gasaustausch mit dem von Kork umhüllten Parenchym vermittelt wird; so ist es zumal bei den Stämmen der holzigen Dicotylen und Coniferen. — Diese Betrachtungen beziehen sich zunächst auf den Austausch von Kohlensäure und Sauerstoff, sie gelten aber auch zum grossen Theil für den Wasserdampf. Die Verdunstung des Vegetationswassers, deren Folgen für die Wasserströmung wir im vorigen Paragraph kennen lernten, wird durch Korkperiderm und Borke fast vollständig verhindert, durch cuticularisirte Epidermiszellen wenigstens sehr verlangsamt: da die in der Luft befindlichen Pflanzentheile mit einem oder dem anderen dieser Hautgebilde bedeckt sind, so wird die Verdunstung überhaupt im Allgemeinen nur nebenbei von der Oberfläche derselben ausgehen; der grössere Theil des Wasserdampfes, den diese Pflanzentheile verlieren, entsteht offenbar aus den durchtränkten Zellwänden im Inneren des Gewebes, da wo jene an Intercellularräume und an grössere Luftlücken angrenzen; sind diese Räume mit Wasserdampf gesättigt, so hört die Verdunstung auf; ist aber die äussere Luft relativ trocken, so diffundirt der Wasserdampf durch die Spaltöffnungen hinaus, die inneren Zellhäute können von Neuem Wasserdampf in die Binnenräume abgeben und so fort; wird das verdunstende Gewebe z. B. durch Sonnenschein stärker erwärmt, so erfolgt die Dampfbildung im Inneren rascher, und die höhere Dampfspannung bewirkt ein rascheres Ausströmen des Dampfes durch die Intercellularen und Spaltöffnungen.

Solche Oberflächen von Pflanzenorganen, welche mit Wasser in beständiger Berührung stehen, können keinen Wasserdampf aus so feinen Oeffnungen, wie die der Hautporen, unter den hier geltenden Temperaturverhältnissen entlassen; die Spaltöffnungen fehlen daher auch aus diesem Grunde an submersen Pflanzen, oder sie kommen doch nur gelegentlich vor; besonders lehrreich sind in dieser Hinsicht die auf Wasser schwimmenden Blätter, z. B. der Nymphaeen u. a., die auf der benetzten Seite keine oder sehr wenige, auf der der Luft zugewendeten Oberseite viele Spaltöffnungen besitzen; es fällt diess um so mehr auf, als die ganz in der Luft befindlichen Laubblätter gewöhnlich auf der Unterseite mehr Spaltöffnungen haben als auf der oberen, wo sie zuweilen ganzen fehlen.

Zweites Kapitel.

Chemische Vorgänge in der Pflanze.

§ 1. Die Elementarstoffe der Pflanzennahrung[1]). Wenn man das jeden lebenden Pflanzenkörper durchtränkende Wasser bei 100 bis 110 °C. so lange verflüchtigt, bis kein weiterer Gewichtsverlust mehr bewirkt wird, so bleibt die gewöhnlich zerreibliche, pulverisirbare Trockensubstanz zurück, welche bei reifen Samen meist ungefähr $^8/_9$, bei Keimpflanzen nach Verbrauch der Reservestoffe meist unter $^1/_{10}$ des Lebendgewichts beträgt, im späteren Verlauf der Vegetation gewöhnlich auf $^1/_5$ bis $^1/_3$ des Gewichts der lebenden Pflanze steigt, bei untergetauchten Wasserpflanzen und manchen Pilzen aber oft weniger als $^1/_{10}$, zuweilen selbst nur $^1/_{20}$ desselben erreicht. Diese hier nur angedeuteten Werthe wechseln je nach der Natur und dem Alter der Pflanze und einzelner Organe in weiten Grenzen.

Wird die Trockensubstanz der Pflanze unter Zutritt von Sauerstoffgas der Glühhitze ausgesetzt, so verbrennt der bei weitem grösste Theil derselben, und als Verbrennungsproducte entweichen vorwiegend Kohlensäure und Wasserdampf; der nun abermals zurückbleibende Rest, ein meist feines, weisses Pulver, ist die Asche, welche gewöhnlich nur wenig Procente der Trockensubstanz ausmacht; ein Verhältniss, welches ebenfalls mit der specifischen Natur der Pflanze, der Art und dem Alter der einzelnen Organe grossen Schwankungen unterliegt.

Die chemische Analyse des verbrennlichen Theils der Trockensubstanz zeigt nun, dass er bei allen Pflanzen aus Kohlenstoff, Wasserstoff, Sauerstoff, Stickstoff und Schwefel besteht; der letztere bleibt aber bei der Verbrennung in Form von Schwefelsäure an die Basen der Asche gebunden in dieser zurück.

In der Ache findet man ausserdem ohne Ausnahme Kalium, Calcium, Magnesium, Eisen, Phosphor, — gewöhnlich auch Natrium, (Lithium?), Mangan, Silicium, Chlor; — bei Meerespflanzen ausserdem auch Iod und Brom.

Diesen Bestandtheilen ist zuweilen in seltenen Fällen oder unter besonderen Umständen in sehr kleinen Quantitäten beigemengt: Aluminium, Kupfer, Zink, Kobald, Nickel, Strontium, Barium.

Auf die Gegenwart sehr kleiner Mengen von Fluor in den Pflanzen schliesst man aus der Anhäufung von Fluorcalcium in den thierischen Körpern, die sich sämmtlich mittelbar oder unmittelbar von den Pflanzen ernähren.

---

1) Zur vorläufigen Orientirung in der sehr umfangreichen Literatur wird dem Anfänger zunächst mein Handbuch der Experimentalphysiologie, Abhandl. V und VI genügen. Das Studium von Th. de Saussure's Recherches chimiques sur la végétation. Paris 1804 (die deutsche Uebersetzung von Voigt ist mehrfach fehlerhaft) ist auch jetzt noch lohnend und unentbehrlich für jeden, der sich ein selbständiges Urtheil bilden will. — Eine ausführliche Darstellung der Ernährungslehre enthält u. a. Meyer's Lehrbuch der Agriculturchemie 1870. 1871. — Verschiedene grundlegende Untersuchungen finden sich in Boussingault's Agronomie et Physiol. veget. — Sehr werthvoll ist ferner: E. Wolff's Aschenanalyse von landwirthschaftl. Prod. u. s. w. Berlin 1871 und dessen Vegetationsversuche in wässerigen Lösungen ihrer Nährstoffe (Hohenheimer Jubiläuumsschrift 1862).

.ls Nährstoffelemente hat man nun selbstredend nur diejenigen zu betrach- welche für den Ernährungsprocess einer Pflanze unumgänglich nöthig sind, nd Stoffe, welche die Analyse in den Pflanzen zwar nachweist, die aber ehlen können, ohne dass die Ernährung gestört wird, als zufällige Beimen- n gelten.

.ls unentbehrliche eigentliche Nährstoffe sind aber in erster Linie die Ele- der verbrennlichen Substanz, die in allen Pflanzen ohne Ausnahme vor- en, der Kohlenstoff, Wasserstoff, Sauerstoff, Stickstoff und Schwefel zu n, weil sie zur chemischen Formel des Zellstoffs und der Eiweissstoffe, die rotoplasma bilden, gehören, weil also ohne diese Stoffe die Pflanzenzelle undenkbar wäre.

ass ferner auch Kalium, Calcium, Magnesium, Eisen, Phosphor unent- he Elemente der Pflanzennahrung sind, ist aus ihrem ganz allgemeinen mmen in den Pflanzen und noch mehr aus der durch Vegetationsversuche tellten Thatsache zu schliessen, dass die Ernährung und das Wachsthum bisher darauf untersuchten Pflanze unmöglich oder abnorm wird, wenn dieser Elemente in dem Nährstoffgemenge fehlt.

ür das Natrium, Mangan, Silicium ist dieser Beweis noch nicht erbracht, eint eher, dass sie für den Chemismus der Ernährung entbehrlich sind. — ientbehrlichkeit des Chlors für die vollständige Ernährung von Polygonum yrum wurde von Nobbe [1]) durch Vegetationsversuche dargethan. Ob Iod Brom) für die Meerespflanzen, in denen sie vorkommen, die Bedeutung ech- hrstoffe haben, ist noch nicht ermittelt. — Die oben zuletzt genannten Stoffe n bei der Art ihres Vorkommens einstweilen als hier unerheblich bei Seite en werden.

lan hat es demnach bei allgemeineren Betrachtungen über die Ernährung lanzen vorwiegend mit folgenden Elementen zu thun:

Kohlenstoff, Wasserstoff, Sauerstoff, Stickstoff, Schwefel;
Kalium, Calcium, Magnesium, Eisen;
Phosphor, Chlor;

unter Umständen noch Natrium und Silicium beizuzählen sind.

ie physiologische Bedeutung dieser Elementarstoffe ist nun verschieden; der ersten Reihe genannten setzen, wie erwähnt, den grössten Theil der ensubstanz zusammen, sie bilden vorwiegend den organisirten und organi- en Theil des Pflanzenleibes, jeder einzelnen Zelle; ihre Bedeutung liegt also ist und im Allgemeinen darin, dass sie die eigentlichen Baustoffe für den tungsprocess der Pflanze liefern. Die Aschenbestandtheile dagegen treten ihrer weit geringeren Menge wegen in dieser Hinsicht mehr zurück, und ihre tung scheint im Allgemeinen wesentlich darin zu liegen, dass sie bei den schen Umsetzungen in der Pflanze, bei der Assimilation und dem Stoffwech- stimmte chemische Zersetzungen und Verbindungen einleiten, in deren Folge eit massenhaftere, verbrennliche Baumaterial aus den erstgenannten fünf nten gebildet wird.

er Kohlenstoff ist in jeder organischen Verbindung enthalten; je nach rt derselben in verschiedenem Quantum; von der Gesammtmasse der

---

1) Landwirthschaftliche Versuchsstationen Bd. VII, 1865.

Trockensubstanz der ganzen Pflanze besteht aber gewöhnlich ungefähr die Hälfte des Gewichts aus Kohlenstoff. Zieht man die ausserordentlich grosse Menge der Pflanzensubstanz in Betracht, welche jährlich neu gebildet wird, so wird die Thatsache um so merkwürdiger, dass diese ungeheuere Menge von Kohlenstoff aus der Kohlensäure der Atmosphäre stammt, in welcher im Mittel nur 0,0004 Kohlensäure enthalten ist. — Nur die chlorophyllhaltigen Zellen, und auch diese nur unter dem Einflusse des Sonnenlichts haben die Fähigkeit, die von ihnen aufgenommene Kohlensäure zu zersetzen und, unter Abscheidung eines gleichen Volumens Sauerstoff, aus den Elementen der Kohlensäure und des Wassers organische Verbindungen zu erzeugen (zu assimiliren). Es ist sehr wahrscheinlich, dass bei diesem Vorgange die Kohlensäure nur die Hälfte ihres Sauerstoffs verliert, während der andere Theil des ausgeschiedenen Sauerstoffs von zersetztem Wasser herstammt.

Es ist unzweifelhaft, zum Theil durch Vegetationsversuche unmittelbar festgestellt, zum Theil aus den Umständen abzuleiten, unter denen viele Pflanzen unter natürlichen Verhältnissen leben, dass die meisten chlorophyllreichen Pflanzen (z. B. unsere Getreidearten, Bohnen, Tabak, Sonnenrosen, viele steinbewohnende Flechten, Algen und viele andere Wasserpflanzen) die ganze Masse ihres Kohlenstoffs durch Zersetzung atmosphärischer Kohlensäure gewinnen; sie bedürfen zu ihrer Ernährung keiner anderen Kohlenstoffverbindung von aussen her. — Nun giebt es aber auch chlorophyllfreie Pflanzen, denen also das Organ der Kohlensäurezersetzung fehlt: sie müssen den zu ihrem Aufbau nöthigen Kohlenstoff demnach in anderen Verbindungen aufnehmen; da nun die chlorophyllfreien Pflanzen entweder Schmarotzer oder Humusbewohner sind, so nehmen sie ihren Kohlenstoff in Form organischer Verbindungen auf, welche von anderen, chlorophyllhaltigen Pflanzen unter Zersetzung von Kohlensäre erzeugt worden sind; die Schmarotzer entziehen diese Assimilationsproducte ihren Nährpflanzen unmittelbar, die Humusbewohner (wie Neottia nidus avis, Epipogum Gmelini, Corallorhiza innata, Monotropa, viele Pilze u. s. w.) benutzen die bereits in Zersetzung befindlichen Körper anderer Pflanzen zu gleichem Zweck; selbst die Nahrung der auf und in Thieren schmarotzenden Pilze stammt aus den Assimilationsproducten der chlorophyllhaltigen Pflanzen, insofern auch das ganze Thierreich seiner Ernährung auf diese angewiesen ist. — Die auf der Erde ursprünglich vorkommende Kohlenstoffverbindung ist die Kohlensäure, und die einzig ausgiebig wirkende Ursache ihrer Zersetzung und der Verbindung des Kohlenstoffs mit den Elementen des Wassers ist die chlorophyllhaltige Zelle; daher stammen alle derartige Kohlenstoffverbindungen, sie mögen sich in Thieren oder Pflanzen oder in deren Zersetzungsproducten vorfinden, mittelbar von den chlorophyllhaltigen Organen der Pflanzen ab.

Der Wasserstoff ist gleich dem Kohlenstoff in jeder organischen Verbindung vorhanden, bei der Kleinheit seines Aequivalentgewichts tritt er indessen als Gewichtsbestandtheil der Trockensubstanz der Pflanze weit zurück, nur wenige Gewichtsprocente derselben bestehen aus Wasserstoff. Dass derselbe sehr [illegible] durch Zersetzung von Wasser in den chlorophyllhaltigen Zellen zuerst in die Verbindung mit Kohlenstoff eintritt, wurde schon [illegible] kleiner Theil des in den stickstoffhaltigen Pflanzenstoffen

haltenen Wasserstoffs dürfte in Form von Ammoniak in die Pflanze eingeführt rden.

Der Sauerstoff ist in den organischen Verbindungen immer in geriner Menge vorhanden, als dass er hinreichte, den vorhandenen Wasserstoff und hlenstoff derselben zu Wasser und Kohlensäure zu verbrennen, eben weil die ganischen Verbindungen aus Kohlensäure und Wasser unter Abscheidung eines eils des Sauerstoffs entstehen; übrigens ist der Sauerstoffgehalt der Pflanzenffe sehr verschieden, und manche derselben enthalten dieses Element überupt nicht. Die Gesammtmasse des Sauerstoffs bildet aber nach dem Kohlenff den grössten Gewichtstheil der Trockensubstanz. — Eingeführt wird der uerstoff in die Pflanze in Form von Wasser, Kohlensäure, Sauerstoffsalzen in össerer Menge als irgend ein anderes Element; während bei der Assimilation den grünen Organen ausserordentlich grosse Sauerstoffquantitäten nach aussen geschieden werden, nehmen alle übrigen Pflanzenorgane auch das atmosphäsche Sauerstoffgas in sich auf, sie erzeugen dabei langsam Kohlensäure (und Vasser) auf Kosten der assimilirten Substanzen. Neben dem sehr ausgiebigen esoxydationsprocesse in den chlorophyllhaltigen Zellen besteht ein dem thierihen Athmungsprocesse vergleichbarer, gewöhnlich nicht sehr ausgiebiger Oxydaonsvorgang, durch den ein Theil der assimilirten Substanz wieder zersetzt wird.

Der Stickstoff, ein wesentlicher Bestandtheil der das Protoplasma bilenden Eiweissstoffe, der Pflanzenalkaloide und des Asparagins macht immer nur inen geringen Bruchtheil der Trockensubstanz der Organe aus, oft weniger als n, selten mehr als drei Procent derselben. Der in den genannten chemischen erbindungen enthaltene Stickstoff wird aus Ammoniak- und Salpetersäureerbindungen gewonnen, Parasiten und Humusbewohner nehmen vielleicht auch ganische Stickstoffverbindungen von aussen her auf; dagegen ist es nach zahlichen Vegetationsversuchen, zumal denen Boussingault's, gewiss, dass den Pflanen die Fähigkeit mangelt, das atmosphärische, freie Stickstoffgas zur Erzeugung rer stickstoffhaltigen Verbindungen zu benutzen. Werden Pflanzen auf künstchem Wege mit allen übrigen Nährstoffen versorgt, wird ihnen aber die Aufahme von Ammoniak oder Salpetersäureverbindungen als Stickstoffnahrung unöglich gemacht, so findet keine Vermehrung der Eiweissstoffe, überhaupt keine ermehrung stickstoffhaltiger Verbindungen statt, obgleich der Pflanze das atmohärische Stickgas in so reichem Masse zu Gebote steht, und dieses die Intercellarräume erfüllt und in die Gewebesäfte diffundirt.

Der Schwefel, der ein Bestandtheil der Eiweissstoffe, des Schwefellyls, des ätherischen Senföls ist, wird in Form löslicher schwefelsaurer Salze, orwiegend wohl immer als schwefelsaurer Kalk aufgenommen; wahrscheinlich ird dieses Salz, wie Holzner zuerst andeutete[1], durch die in der Pflanze selbst ntstehende Oxalsäure zersetzt und so der unlösliche oxalsaure Kalk gebildet, ährend die Schwefelsäure den Schwefel an die genannten organischen Verbinungen abgiebt.

Das Eisen[2] (oft von sehr schwankenden Mengen von Mangan begleitet), ist

1) Holzner: Ueber die Bedeutung des oxalsauren Kalkes (Flora 1867) und Hilgers in Pringseim's Jahrb. f. wiss. Bot. VI, p. 1.

2) Specielle Nachweise über die Bedeutung des Eisens in meinem Handb. d. Exp. Phys. 142.

für die Ausbildung des grünen Chlorophyllfarbstoffs unentbehrlich, wie Vegetationsversuche zeigen, und da nur die grünen chlorophyllhaltigen Organe aus Wasser und Kohlensäure organische Substanz bilden (assimiliren), so ist die Bedeutung dieses Elements für das Leben der Pflanze eine sehr hervorragende, obgleich es zu dem genannten Zwecke in ausserordentlich geringer Menge genügt, die von der Pflanze in Form von Eisenchlorid oder schwefelsaurem Eisenoxydul, oder auch in anderen Verbindungen aufgenommen werden kann; verbreiten sich grössere Quantiten von Eisenlösungen im Gewebe, so sterben die Zellen rasch ab. Obgleich geringe Eisenmengen für das Ergrünen des Chlorophylls unentbehrlich sind, ist es dennoch ungewiss, ob der grüne Farbstoff selbst Eisen als integrirenden Bestandtheil seiner chemischen Formel enthält.

Wie das Eisen auf die Ausbildung des Chlorophylls, so wirkt das Kalium auf die assimilirende Thätigkeit desselben; Nobbe[1]) zeigt neuerdings, dass bei kalifreier, sonst vollständiger Nährstoffzufuhr die Pflanzen (Buchweizen) sich verhalten, als ob sie statt der Nährstofflösung nur reines Wasser aufnähmen; sie assimiliren nicht und zeigen keine Gewichtszunahme, weil ohne Mitwirkung des Kaliums in den Chlorophyllkörnern keine Stärke gebildet wird. Das Chlorkalium ist die wirksamste Verbindung, unter welcher das Kalium der Buchweizenpflanze geboten werden kann; salpetersaures Kali kommt jenem am nächsten. Wird das Kalium nur als schwerelsaures oder phosphorsaures geboten, so entsteht früher oder später eine sehr ausgesprochene Krankheit, welche darauf beruht, dass die in den Chlorophyllkörnern gebildete Stärke nicht in die wachsenden Organe übergeleitet und so für die Vegetation verwerthet wird. Natrium und Lithium vermögen das Kalium physiologisch nicht zu vertreten; während das Natrium für die Pflanze einfach nuzlos ist, wirkt das Lithium im Zellsaft zugleich zerstörend auf die Gewebe ein.

Für den Phosphor, das Chlor, Natrium, Calcium, Magnesium ist eine so bestimmte Beziehung zu einem bestimmten physiologischen Zwecke noch nicht bekannt; doch weist das constante Vorkommen phosphorsaurer Verbindungen in der Gesellschaft der Eiweissstoffe, sowie der Kalisalze in den an Stärke und Zucker reichen Organen auf bestimmte Beziehungen derselben zu denjenigen chemischen Processen hin, welche den Gestaltungsvorgängen in der Pflanze unmittelbar vorhergehen. Ein grosser Theil des von den Pflanzen aufgenommenen Kalkes wird, wie erwähnt, durch Oxalsäure niedergeschlagen und bleibt unthätig liegen; die Bedeutung des Kalkes wäre demnach zum Theil darin zu suchen, dass er als Träger der Schwefel- und Phosphorsäure bei der Nährstoffaufnahme dient und dann die für die Pflanze selbst giftige Oxalsäure bindet und unschädlich macht.

Die eben genannten Elemente werden von der Pflanze aufgenommen, wenn sie ihr als phosphorsaure, oder schwefelsaure, oder salpetersaure Salze, oder als Chloride dargeboten werden.

Das Silicium endlich wird in Form wässeriger, sehr verdünnter Kieselsäurelösung von sehr vielen Pflanzen aufgenommen, von manchen in grösserer Menge als alle übrigen Aschenbestandtheile. Der bei Weitem grösste Theil der

[1]) »Ueber die organische Leistung des Kaliums in der Pflanze« von Nobbe, Schröder [illegible] (Chemnitz 1871).

ıselsäure geht innerhalb der Zellwände in den unlöslichen Zustand über und ibt nach Zerstörung der organischen Substanz derselben neben Kalk (Magnesia d Kali?) als ein Skelet von der Structur der Zellhaut übrig; bei den Land-enzen sind es vorzugsweise, wenn auch nicht ausschliesslich, die der Verdun-ng ausgesetzten Gewebe und besonders die cuticularisirten Epidermiswände, denen sie sich anhäuft; bei den Diatomeen, deren Zellwand sehr stark verkie-t, fällt diese Beziehung natürlich weg. — Da es gelingt, durch künstliche Er-hrung sonst kieselsäurereiche Pflanzen (wie den Mais) fast kieselsäurefrei und bei ohne merkliche Abnormität wachsen zu lassen, so scheint die Kieselsäure r die chemischen und organisatorischen Vorgänge von sehr untergeordneter Be-utung zu sein, auch findet ihre Einlagerung in die Zellwände vorwiegend erst nn statt, wenn diese sonst schon ausgebildet sind.

Die Nährstoffverbindungen müssen innerhalb der Gewebe neben ihren chemischen Veränderungen und in Folge derselben auch fortschreitenden Ortsveränderungen unterliegen. Durch Zersetzung eines Salzes wird das Diffusionsgleichgewicht gestört; in der unmittelbaren Umgebung des Orts, wo diess stattfindet, wird die Gewebeflüssigkeit an Molekülen der betreffenden Verbindung ärmer, die entfernteren Moleküle desselben gelösten Salzes bewegen sich daher nach dem Verbrauchsorte hin. Jede ein bestimmtes Salz zersetzende Zelle wirkt daher auf die sie umgebenden Gewebeflüssigkeiten wie ein Anziehungscentrum, nach welchem das fragliche Salz hinströmt. Dieser Vorgang ist aber zunächst für jedes andere, in derselben Gewebeflüssigkeit gelöste Salz gleichgiltig; wenn z. B. in irgend einer Zelle schwefelsaurer Kalk zersetzt, oxalsaure Kalkkrystalle gebildet werden, so liegt darin wohl eine Ursache dafür, dass entferntere Gypsmoleküle jener Zelle zuströmen, aber es ist diess kein Grund für die gleichzeitig vorhandenen Salpetermoleküle, sich eben dahin zu bewegen. Jeder gelöste Stoff des Gewebesaftes bewegt sich nur, insofern für i h n das Diffusionsgleichgewicht, die gleichmässige Vertheilung seiner Moleküle gestört wird. Es folgt daraus sofort, dass von einer continuirlichen, einheitlichen Bewegung eines sogenannten »Nahrungssaftes« im Allgemeinen keine Rede sein kann; nur wenn viele Nährstoffverbindungen an einem Orte, z. B. von der Wurzel, aufgenommen und an einem anderen Orte, z. B. in den Knospen und grünen Blättern, versetzt werden, wird für alle die Bewegungsrichtung ungefähr dieselbe sein, aber auch in diesem Falle wird die Geschwindigkeit, mit der sich die Moleküle jedes einzelnen Salzes fortbewegen, verschieden sein, weil sie von der Geschwindigkeit des Verbrauchs am Ziele der Bewegung und der jeder Verbindung eigenthümlichen Diffusionsgeschwindigkeit abhängt. — Nur wenn Druckkräfte die Gewebeflüssigkeit in Masse nach einer Seite hintreiben, wird die Bewegung für verschiedene Stoffe eine gleichartige, vorausgesetzt, dass sich die Flüssigkeit in offenen Bahnen bewegt, wie z. B. in Milchsaftgefässen und Siebröhren; verursacht der Druck aber Filtration durch geschlossene Zellwände, so werden auch in diesem Falle die Moleküle verschiedener Salze mit verschiedener Geschwindigkeit fortgeschoben, weil die Filtrationsgeschwindigkeit verschiedener Lösungen eine verschiedene ist und die Filtrate verschiedener Lösungen mit ungleicher Concentration austreten.

Dieselben Principien gelten auch für die Aufnahme der Nährstoffverbindungen von aussen her in die aufnehmenden Organe. Es wurde schon im vorigen Paragraph gezeigt, wie die Zersetzung der Kohlensäure in einer chlorophyllhaltigen Zelle am Licht dahin führt, dass immerfort neue Kohlensäuremengen in diese Zelle eintreten, gleichgiltig einstweilen, ob dieses Gas in Wasser gelöst oder in der Luft vorhanden ist. Fände in der Zelle keine Zersetzung der Kohlesäure statt, so würde sich ihr Saft mit dem Gase nach Maassgabe des Druckes und der Temperatur sättigen, und jede Ursache einer weiteren Bewegung wäre damit aufgehoben; die Zersetzung aber schafft immer wieder Raum für den Eintritt neuer Kohlensäuremoleküle, und diese, obgleich in der Umgebung der Pflanze so dünn gesäet,

sammeln sich hier und liefern das Material zur Bildung compacter Massen von Kohlenstoffverbindungen.

Aehnlich wirkt eine Wasserpflanze auf die in dem umgebenden Wasser gelösten Salze; das umspülende Wasser und der innere Zellsaft sind durch die in den Zellhäuten imbibirte Flüssigkeit zu einem Continuum verbunden; denkt man die chemischen Processe innerhalb der Pflanze ruhend, so wird nach Massgabe der obwaltenden Umstände sich ein Diffusionsgleichgewicht zwischen der äusseren und inneren Flüssigkeit herzustellen suchen; die chemischen Vorgänge im Innern aber stören dieses Gleichgewicht beständig in dem Sinne, dass die betreffenden Salzmoleküle beständig von aussen her nach den inneren Verbrauchsorten hinströmen. Sind in dem umspülenden Wasser die Moleküle von phosphorsaurem Kalk auch sehr dünn gesät, so wird doch nach und nach eine dichte Anhäufung nicht von phosphorsaurem Kalk, sondern von anderen Phosphorsäure- und Kalkverbindungen in der Pflanze stattfinden, weil eben durch die Trennung der Phosphorsäure vom Kalk, also durch den chemischen Vorgang, das moleculare Gleichgewicht beständig gestört wird: bliebe der phosphorsaure Kalk innerhalb der Pflanze phosphorsaurer Kalk, so würde die Bewegung aufhören, sobald das Diffusionsgleichgewicht hergestellt wäre. Aus der Beachtung dieser Verhältnisse wird sofort verständlich, dass einerseits die Anhäufung bestimmter Stoffe im Innern der Pflanze davon abhängt, ob ihre im umspülenden Wasser vorhandene Verbindung in der Pflanze zersetzt wird; dass ferner die Bestandtheile verschiedener Verbindungen sich in verschiedenen Massen in der Pflanze anhäufen müssen, je nach ihrem Verbrauch in dieser; dass endlich die quantitative Zusammensetzung der betreffenden Stoffe innerhalb der Pflanze keine Aehnlichkeit mit der des umspülenden Wassers zu haben braucht. So können Stoffe, welche in diesem als höchst verdünnte Lösungen vorhanden sind, sich in der Pflanze in überwiegender Menge finden, während andere, die in jenem überwiegen, hier zurücktreten; so nehmen die Meerespflanzen viel mehr Kali in sich auf und weniger Natron, als der Zusammensetzung des Meerwassers entspricht; so sammeln die Fucusarten beträchtliche Mengen von Iod, welches im Meerwasser nur in äusserst verdünnten Lösungen vorkommt. — Da ferner verschiedene Pflanzen dieselben Verbindungen mit verschiedener Geschwindigkeit zersetzen, so erklärt es sich auch, dass verschiedene Pflanzen, welche ihre Nährstoffe aus demselben Wasser ziehen, eine ganz verschiedene Zusammensetzung ihrer Asche zeigen.

Complicirter werden die Verhältnisse, wenn eine Landpflanze die salzartigen Nährstoffverbindungen aus dem wasserarmen Boden aufzunehmen hat. Die allermeisten Landpflanzen gedeihen nämlich nur in einem Boden, der für gewöhnlich weit weniger Wasser enthält, als er enthalten könnte, dessen Poren fast ganz mit Luft erfüllt sind; das wenige vorhandene Wasser adhärirt den kleinen Bodentheilchen vollständig und fliesst eben deshalb nicht ab; dieses adhärirende Wasser überzieht offenbar als feine Schicht die Oberfläche der Bodenpartikeln. Die Wurzeln können dieses Wasser nur dann aufsaugen, wenn sie mit den Bodentheilchen in engster Berührung stehen; daher welken frisch eingesetzte Pflanzen selbst in ziemlich feuchtem Boden so lange, bis die neugebildeten Wurzeltheile mittels neuer Wurzelhaare mit einer hinreichenden Anzahl von Bodenpartikeln verwachsen sind. An diesen Stellen innigster Berührung der Wurzelhaare und des Bodens steht das adhärirende Wasser des letzteren mit den Zellsäften der Wurzel unmittelbar in Continuität, vermöge des Imbibitionswassers der Zellhäute der Wurzelhaare. Auf diese Weise wird es nun der Wurzel möglich, zunächst das Wasser des Bodens aufzusaugen; indem dieses an den Verwachsungsstellen eintritt, wird das Gleichgewicht der Wasserschichten der einander berührenden Bodentheilchen zerstört, das capillar festgehaltene Bodenwasser bewegt sich, von den Flächenanziehungen geleitet, nach den Verwachsungsstellen hin, ein Vorgang, der sich von jeder Wurzel aus centrifugal ausbreitet und so nach und nach auch die entfernteren Stellen des Bodens der Pflanze tributär macht. Sind nun in den die Bodenpartikeln überziehenden Wasserschichten Salze, z. B. schwefelsaurer Kalk gelöst, so werden diese den Bewegungen der Wasserschichten folgen und endlich an den Verwachsungsstellen der Wurzelhaare eintreten.

Allein ein grosser Theil der Nährstoffe, besonders Ammoniak-, Kali-, Phosphorsäure-erbindungen, sind im Boden in einem unbeweglichen Zustande vorhanden, absorbirt, wie s gewöhnlich genannt wird; sie werden selbst von sehr grossen Wassermassen aus dem oden nicht herausgespült; dennoch nimmt die Wurzel diese Stoffe mit Leichtigkeit aus em Boden auf. Man kann sich nun jedenfalls vorstellen, die absorbirten Nährstoffe seien ls ungemein feiner Ueberzug an den Bodenpartikeln vorhanden; sie können daher nur an en Verwachsungsstellen der Wurzelhaare mit diesen aufgenommen werden; löslich ge-acht werden sie hier durch die von den Wurzeln ausgeathmete Kohlensäure. Diese Wir-ung der Wurzel auf die absorbirten Stoffe beschränkt sich auf die Verwachsungsstellen, ur diejenigen unbeweglichen absorbirten Stofftheilchen, welche mit den Wurzelhaaren un-nittelbar in Berührung kommen, werden hier gelöst und aufgesogen; da aber bei jeder wachsenden Landpflanze die Zahl und Länge der Wurzeln sehr bedeutend ist, da sie sich beständig verlängernd auch beständig neue Wurzelhaare bilden, so kommt das Wurzel-system nach und nach mit unzähligen Bodenpartikeln in Berührung und kann so die nöthige Quantität der fraglichen Stoffe aufnehmen. — Diese Fähigkeit der Wurzeln, vermöge des sauren, auch ihre oberflächlichen Zellhäute durchtränkenden Saftes Stoffe aufzunehmen, die in reinem Wasser nicht löslich sind, macht sich in ungemein anschaulicher Weise geltend, wenn man, wie ich zuerst gezeigt habe, polirte Platten von Marmor, Dolomith, Osteolith (phosphorsaurem Kalk) mit Sand etwa handhoch bedeckt und in diesem Samen keimen lässt; die abwärts wachsenden Wurzeln treffen bald auf die polirte Fläche des Minerals und wachsen auf dieser, dicht anliegend, hin; nach wenigen Tagen findet man ein Bild des Wur-zelsystems in rauhen Linien auf der glänzenden Fläche eingeätzt; jede Wurzel löst an den Berührungsstellen einen kleinen Theil des Minerals mittels des sauren Imbibitionswassers ihrer äusseren Zellhäute auf.

Sowohl bei der Aufnahme der absorbirten wie der in grösseren Stücken vorhandenen in Wasser unlöslichen Mineralstoffe wird also die Auflösung zunächst von der Pflanze selbst bewirkt, und sofort tritt an der Stelle, wo die Lösung der geringen Stoffmenge an der Wurzel-oberfläche beginnt, auch die Aufsaugung durch Endosmose ein. Trotz dieser Complication bleiben aber auch hier dieselben Principien für die Stoffaufnahme in Kraft, die oben für die Aufnahme aus einer Lösung angedeutet wurden. Auch hier ist es der Verbrauch, die Zersetzung der Verbindungen in der Pflanze, welche die Aufnahme der Stoffe regelt; daher hat die Zusammensetzung der Asche in quantitativer Hinsicht keine Aehnlichkeit mit der les Bodens, daher können Pflanzen verschiedener Art, die dicht beisammen denselben Bo-en aussaugen, ganz verschiedene Aschenzusammensetzungen zeigen. Allerdings macht sich ebenbei auch noch die Zusammensetzung des Bodens in der Pflanzensache bis zu einem ewissen Grade geltend, indem z. B. Pflanzen derselben Art, wenn sie auf einem kalkreichen oden wachsen, mehr Kalk aufnehmen, als auf einem kalkarmen Boden, was selbstredend em genannten Principe nicht widerspricht, sondern nur zeigt, dass die Zersetzung eines alzes in der Pflanze in um so reicherem Maasse stattfinden kann, je leichter ihr die Auf-ahme desselben gemacht ist.

§ 5. Assimilation und Stoffwechsel[1]. Die von aussen her in die nze aufgenommenen Nährstoffe sind (mit wenigen Ausnahmen) Sauerstoffver-dungen mit dem höchstmöglichen Sauerstoffgehalt; die assimilirten Stoffe da-en, welche die überwiegende Masse der Trockensubstanz darstellen, sind erstoffarm, manche selbst sauerstofffrei; es folgt daraus, dass die Assimilation Desoxydationsprocess sein muss; die Ueberführung der sauerstoffreichen erstoffverbindungen in sauerstoffarme Pflanzensubstanz ist nothwendig mit

1) Vergl. Sachs: Handbuch der Experimental-Physiologie, den Abschnitt »Stoffmetamor-sen«.

Sauerstoffausscheidung verbunden, und da wir bereits wissen, dass die letztere in den chlorophyllhaltigen Zellen und nur unter dem Einflusse des Sonnenlichts stattfindet, so ist damit zugleich Ort, Bedingung und Zeit der Assimilation bezeichnet; sämmtliche chlorophyllfreie Organe assimiliren nicht, im Finstern oder bei zu geringer Lichtintensität fehlt auch dem chlorophyllhaltigen Assimilationsorgane die Fähigkeit, aus Wasser und Kohlensäure unter Mithülfe anderer Nährstoffverbindungen organische Substanz zu erzeugen, ein Vorgang, den wir fortan ausschliesslich als Assimilation bezeichnen wollen.

Die Assimilationsproducte der chlorophyllhaltigen Zellen können nun in diesen selbst oder nach ihrem Uebertritt in andere Organe mannigfaltige chemische Metamorphosen erfahren, deren Gesammtheit wir als Stoffwechsel von der Assimilation unterscheiden. Es ist wichtig, dass man sich über die Verschiedenheit beider Vorgänge, sowohl was ihre äusseren Bedingungen, als ihre Leistungen betrifft, vollkommen klar sei; man halte vor Allem Folgendes fest: 1) Die Assimilation geschieht nur in den chlorophyllhaltigen, der Stoffwechsel in sämmtlichen Organen; 2) die Assimilation findet nur unter dem Einflusse des Lichtes statt, der Stoffwechsel ebensowohl im Finstern; 3) jene ist nothwendig mit Elimination von vielem Sauerstoff verbunden, dieser findet gewöhnlich unter Aufnahme geringer Sauerstoffmengen und unter Aushauchung kleiner Kohlensäurequanta statt; 4) durch die Assimilation wird das Trockengewicht der Pflanze vermehrt, durch den Stoffwechsel nur die Qualität der assimilirten Stoffe verändert, und gewöhnlich erleiden diese eine Verminderung ihrer Masse, insofern mit der für den Stoffwechsel nöthigen Einathmung von Sauerstoff und Ausathmung von Kohlensäure die Zerstörung eines Theils der organischen, assimilirten Verbindungen nothwendig verbunden ist; 5) die Gewichtszunahme einer chlorophyllhaltigen Pflanze beruht darauf, dass der Gewinn an assimilirter Substanz in den chlorophyllhaltigen Organen während der Zeit der Beleuchtung grösser ist, als der Verlust an Trockengewicht, der mit der Ausathmung von Kohlensäure bei dem Stoffwechsel in allen Organen und zu jeder Zeit der Vegetation verbunden ist; 6) chlorophyllfreie Organe und ganze chlorophyllfreie Pflanzen (Schmarotzer und Humusbewohner) assimiliren nicht, sie nehmen assimilirte Substanzen in sich auf; in ihnen findet nur Stoffwechsel statt, und da dieser mit Einathmung von Sauerstoff und Ausathmung von Kohlensäure verbunden ist, so vermindern sie den Gesammtvorrath von assimilirten Stoffen.

Das Wachsthum, d. h. die Bildung und Vergrösserung der Zellen, findet immer auf Kosten vorher assimilirter Stoffe statt, die dabei jederzeit chemischen Veränderungen unterliegen.

Das Wachsthum ist nur in Folge der Assimilation möglich, aber beide Vorgänge brauchen weder zeitlich noch räumlich zusammenzufallen. Die assimilirten Stoffe können mehr oder minder lange Zeit in der Pflanze liegen bleiben, ohne zum Wachsthum von Zellhäuten oder zur Bildung protoplasmatischer Körper (Protoplasma, Chlorophyllkörner) verwendet zu werden; in diesem Falle bezeichnet man sie als Reservestoffe; jede Zelle, jedes Gewebe, jedes Organ, in welchem gleichzeitig assimilirte Stoffe für späteren Verbrauch aufbewahrt werden, b[illegible] dann ein Reservestoffbehälter. Die assimilirende Zelle selbst kann als Be[illegible]
[illegible]behälter dienen (einzellige Algen, Blätter der immergrünen Pflanzen
[illegible] aber tritt eine Vertheilung der physiologischen Arbeiten im Pflanzen

rper der Art ein, dass die Assimilationsproducte der chlorophyllhaltigen Organe
deren Gewebemassen oder Organen zugeführt werden, welche als Reservestoff-
hälter dienen und den zur Bildung neuer Organe bestimmten Theilen (Knospen,
urzelanlagen, Cambium) die Reservestoffe übergeben: bei Moosen, Gefäss-
yptogamen und holzbildenden Phanerogamen ist gewöhnlich das Gewebe des
ammes zugleich der Reservestoffbehälter, bei perennirenden Kräutern und Stau-
n sind es vorwiegend die ausdauernden Zwiebeln, Knollen und Rhizome. Die
imungsfähigen Sporen der Kryptogamen nehmen immer ein kleines Quantum
n Reservestoffen mit, auf deren Kosten die ersten Keimungsvorgänge, bei Rhizo-
rpeen und Lycopodiaceen die ganze Prothallium- und Embryobildung stattfin-
en; die Samen der Phanerogamen entnehmen der Mutterpflanze weit grössere
uantitäten von Reservestoffen, die sich entweder im Endosperm oder in den
otyledonen anhäufen; je grösser die Masse derselben ist, desto mehr und desto
rössere Stammtheile, Wurzeln und Blätter kann die Keimpflanze erzeugen, bevor
ie zu assimiliren beginnt; man vergleiche z. B. das winzige Keimpflänzchen von
icotiana und Campanula mit den mächtigen Keimpflanzen grosser Bohnen, Man-
eln, Eicheln u. s. w. — Da im Finstern keine Assimilation stattfindet, so braucht
an Samen, Knollen, Zwiebeln, Rhizome u. s. w. nur im Finstern keimen und
ustreiben zu lassen, um ungefähr zu erfahren, wie viel und wie grosse Organe
ch aus den Reservestoffen derselben bilden können.

Die chlorophyllhaltigen Assimilationsorgane sind von den Reservestoffbehäl-
rn und den wachsenden Knospen und Wurzeln entfernt; die Assimilations-
oducte müssen demnach den Orten des Verbrauchs und der zeitweiligen Ablage-
ng zugeführt werden; das Wachsthum und die Ablagerung von Reservestoffen
t daher nothwendig mit entsprechenden Bewegungen der Producte der Assimi-
tion und des Stoffwechsels verbunden.

Alle diese Sätze lassen sich beweisen, ohne dass man die Stoffe selbst näher
nnt, welche in den chlorophyllhaltigen Zellen durch Assimilation entstehen und
s Material für den Stoffwechsel liefern. Bevor wir aber zu dieser Frage über-
hen, wollen wir uns erst die andere vorlegen; ob sämmtliche Producte des
offwechsels für den Aufbau neuer Organe unmittelbar verwendbar sind, und
enn nicht, welche Stoffe es sind, die das Material zur Bildung der Zellhäute,
s Protoplasmas, der Chlorophyllkörner liefern. — Unter der ausserordentlich
ossen Zahl von Stoffwechselproducten, welche die chemische Analyse in den
rschiedenen Pflanzen nachweist, findet sich nun eine verhältnissmässig kurze
ihe von Stoffen, deren Verhalten bei dem Wachsthum der Organe und deren
lgemeine Verbreitung im Pflanzenreich deutlich zeigt, dass sie das Material zum
achsthum der Zellhäute und anderen organisirten Gebilde liefern; diese Stoffe
ollen wir zunächst, ohne Rücksicht auf ihre chemische Beschaffenheit, als Bau-
offe bezeichnen; als Baustoffe der Zellhaut sind die Stärke, die Zuckerarten,
s Inulin und die Fette zu betrachten; als Baustoffe des Protoplasmas und der
lorophyllkörper treten die Eiweissstoffe auf.

Unter den übrigen Producten des Stoffwechsels finden sich einige, die zur
ldung des Zuckers in genetischer Beziehung stehen, die Glycoside, zu denen
ch gewisse Gerbstoffe gehören; das Asparagin entsteht auf Kosten der Eiweiss-
offe der Reservestoffbehälter und wird später wieder zur Bildung von Eiweiss-
offen in den jungen Organen verwendet.

Als Degradationsproducte kann man alle diejenigen orga
Verbindungen der Pflanze bezeichnen, welche durch nachträgliche Verän
der Substanz organisirter Gebilde entstehen und keine weitere Verwendu
Aufbau neuer Zellhäute und Protoplasmagebilde erfahren. So ist das Bass
Degradationsproduct von Zellhäuten, ebenso der Quitten- und Leinsamens
wahrscheinlich sind auch die die Verholzung, die Verkorkung und die Cu
sirung bewirkenden Stoffe aus einer theilweisen Degradation des Zellsto
selben Zellhäute hervorgegangen. — Von dem Protoplasma älterer Pare
zellen bleibt oft ein Ueberrest bis zum Absterben derselben erhalten, der
gradionsproduct gelten kann, ebenso bleibt von den Chlorophyllkörnern
Herbst absterbenden Blätter ein kleiner Rest in Form winziger gelber K
übrig, die keine weitere Verwendung finden; auch die rothen und gelben
welche die Färbung reifer Früchte, der Antheridien der Charen und Mo
wirken, entstehen durch Degradation der Chlorophyllkörner und finden
keine physiologisch-chemische Verwendung.

Als Nebenproducte des Stoffwechsels kann man solch
bezeichnen, welche während des Stoffwechsels entstehen, aber keine
Verwendung für den Aufbau neuer Zellen finden, vielmehr an den Ort
Entstehung unthätig liegen bleiben; so entstehen bei der Keimung viele
(Dattel, Ricinus, Phaseolus, Faba) in bestimmten Zellen gerbstoffähnlic
bindungen, in vielen Fällen rothe Farbstoffe, welche, ohne eine wahrne
Veränderung zu erfahren, in diesen Zellen verbleiben, während die übrige
der Keimpflanze die mannigfaltigsten chemischen Wandlungen und Ort
derungen im Interesse des Wachsthums erfahren. Ebenso verhalten s
ätherischen Oele in den Drüsen der Blätter, der Kautschuk in den Milchsaft
die Harze und harzbildenden Stoffe in den Harzgängen, wohl auch die gum
lichen Verbindungen in den Gummigängen so vieler Pflanzen. In diese K
dürfte wohl auch ein grosser Theil der Pflanzensäuren und mancher Alkalo
hören. — Irgend eine Bedeutung dieser Stoffe für die innere Oekonomie der
ist bis jetzt nicht bekannt: für den oxalsauren Kalk wurde schon die
Holzner's erwähnt, wonach er als Nebenproduct entsteht, wenn die an d
gebundene Schwefelsäure durch Oxalsäure ausgetrieben wird, um dann v
Zersetzungen zu unterliegen, während die für weitere Stoffbildungen übe
Basis des Salzes, verbunden mit der als Nebenproduct entstandenen Ox
also oxalsaurer Kalk in Krystallform unthätig und unbenutzt da liegen ble
die Verbindung entstand. — Von den Farbstoffen ist eine Beziehung zum C
mus in der Pflanze nur für den grünen Chlorophyllfarbstoff bekannt, ohne
Gegenwart keine Sauerstoffabscheidung, also auch keine Assimilation erfol

Von einer langen Reihe anderer Stoffe, vielen Farbstoffen, Säuren, A
den, Wachs, Gerbstoffen, Pectinstoffen u. a. ist weder eine Beziehung
übrigen Vorgängen des Stoffwechsels, noch irgend eine physiologische Bed
für das Pflanzenleben bekannt.

In manchen Fällen werden Stoffe, die für das Wachsthum selbst und d
damit verbundenen Stoffwechsel bedeutungslos geworden sind, doch für
Zwecke der Vegetation wichtig, unentbehrlich: so werden an den Ne
zuckerhaltige Säfte ausgeschieden, die der Pflanze nur insoweit dienen,
von Insecten gesucht werden, die bei dieser Gelegenheit die Uebertragu

lens vermitteln; zu ähnlichem Zwecke wird ein Theil des Antherengewebes Orchideen in eine schmierige, klebrige Substanz verwandelt, durch welche Pollinarien am Rüssel der Insecten hängen bleiben; so sind ferner die wohlmekenden und nahrhaften Stoffe in den Pericarpien für das Wachsthum der nen unmittelbar verloren, aber sie vermitteln die Aussaat durch Thiere, welche Früchte geniessen und die Samen ausstreuen u. s. w.

Wenden wir uns nun, nach dieser vorläufigen Orientirung über die verschiele Bedeutung der Stoffwechselproducte für das Leben der Pflanze, nochmals zu wichtigsten Gruppe organischer Verbindungen, die oben als Baustoffe behnet wurden.

Die Entscheidung darüber, ob eine chemische Verbindung zu den Baustoffen Zellhaut und Protoplasmagebilde gehört, hängt von ihrem Verhalten bei dem chsthume, von ihrer chemischen Zusammensetzung, ihrem Erscheinen und schwinden in wachsenden Zellen und Geweben oder neben diesen und ihren mischen Beziehungen zu anderen Stoffen, zumal zu dem Zellhautstoffe und Protoplasmagebilden ab. — Die Sporen, Samen, Zwiebeln, Knollen, Rhizome, ausdauernden Theile der Holzpflanzen und andere Reservestoffbehälter enten nun jederzeit organische Verbindungen aus zweierlei Gruppen; einerseits nämlich immer stickstoffhaltige Substanz in Form von Eiweissstoffen (oft mehn verschiedenen, wie in den Getreidekörnern) vorhanden, die in chemischer sicht von dem Protoplasma kaum abweicht und in saftigen Reservestoffbehältern h die Form des Protoplasmas darbietet; man darf schon aus dieser Uebereinımung, noch mehr aber, wenn man die Wanderungen dieser Stoffe und andere hältnisse berücksichtigt, den Schluss ziehen, dass in ihnen das Material zur lung des Protoplasmas in den neuzubildenden Organen gegeben ist. Anderers enthalten alle diese Reservestoffbehälter eine oder mehrere stickstofffreie bindungen aus den Reihen der Kohlehydrate und Fette; in den Samen und ren ist gewöhnlich sehr viel Fett und keine oder wenig Stärke, in vielen San aber sehr viel Stärke neben wenig Fett vorhanden; in den Knollen, vielen iebeln, Rhizomen, Stämmen ist meist viel Stärke neben wenig Fett aufgespeirt, in manchen Knollen (Dahlia, Helianthus tuberosus) ist die Stärke durch lin vertreten, in der Zwiebel von Allium Cepa durch eine dem Traubenzucker liche Substanz, in der Wurzel der Runkelrübe durch krystallisirbaren Rohrker; geringe Beimengungen von Fett scheinen niemals zu fehlen, und in mann Fällen, zumal in vielen Samen ist es allein (ohne Kohlehydrate) vorhanden cinus, Kürbis, Mandel u. a.).

Neben den Eiweissstoffen, Kohlehydraten und Fetten können noch verschiele andere Verbindungen in den Reserverstoffbehältern vorkommen; aber die chränkung derartiger Stoffe auf bestimmte Pflanzenarten zeigt schon, dass en nicht die Bedeutung wie jenen zukommt, sie können für das Wachsthum betreffenden Species sehr wichtig sein, aber Genaueres ist darüber noch in nem Falle bekannt.

Da man nun Samen, Knollen und andere mit Reservestoffen erfüllte Pflantheile zur Entfaltung von Knospen, dem Wachsthum der Wurzeln, oft selbst Bildung von Blüthen und Fruchtanlagen veranlassen kann, indem man ihnen es Wasser und sauerstoffhaltige Luft zuführt, während die Bedingungen der imilation (Chlorophyll, Licht) ausgeschlossen sind, so folgt ohne Weiteres, dass

die in den Reservestoffbehältern aufgespeicherten Stoffe das Material zum Wachsthum der neuen Blätter, Wurzeln, Blüthen liefern; dem entsprechend entleeren sich auch die Reservestoffbehälter in dem Maasse, wie das Wachsthum der neuen Organe fortschreitet; sind sie endlich völlig entleert, so hört das weitere Wachsthum auf, wenn nicht Licht und Chlorophyll zusammenwirken, um neues Baumaterial durch Assimilation zu bilden. Es ist ferner leicht, die Reservestoffe durch mikrochemische Reactionen auf ihrem Wege aus den Behältern zu den wachsenden Organen hin in den leitenden Geweben zu verfolgen und ihre Beziehung zum Wachsthum bestimmter Gewebe zu erkennen; zunächst führt ein in's Einzelne gehendes Stadium zu der Ueberzeugung, dass die Eiweissstoffe der Reservestoffbehälter als solche wiedererscheinen in dem Protoplasma der neugebildeten Organe, sie haben, abgesehen von vorübergehenden qualitativen Veränderungen, nur ihren Ort gewechselt; andererseits zeigt sich, dass das Fett und die Kohlehydrate, welche in den Reservestoffbehältern aufgehäuft waren, endlich als solche ganz oder bis auf kleine Reste (Fett) verschwinden; dafür ist dann aber eine Masse neuer Zellhäute vorhanden, die früher nicht da waren, und das Material zu ihrer Bildung kann unter den gegebenen Umständen nur aus den Kohlehydraten, oder wo diese fehlen, aus den Fetten, die nun verschwunden sind, hergeleitet werden. Wenn man so zu der Ueberzeugung kommt, dass Stärke, Zucker, Inulin, Fett die zellhautbildenden Stoffe der Pflanze sind, zunächst, insofern sie sich aus einem Reservestoffbehälter ernährt, so ist damit keineswegs gesagt, dass der ganze Vorrath derselben ausschliesslich zur Zellhautbildung benutzt werde; vielmehr entstehen während des Wachsthums verschiedene andere Stoffe, Pflanzensäuren, Gerbstoffe, Farbstoffe, die wahrscheinlich ebenfalls von jenen stickstofffreien Reservestoffen abzuleiten sind; es wird auch ein Theil der stickstofffreien Substanz ganz zerstört, zu Kohlensäure und Wasser verbrannt, ein Vorgang, der bei Samen, die im Dunkeln keimen, einen Gewichtverlust von 40, selbst 50 Procent der organischen Substanz herbeiführen kann.

Vergleicht man die Reservestoffe, welche in verschiedenen Samen, Knollen, Zwiebeln u. s. w. aufbewahrt sind, so ergiebt sich, dass mit Rücksicht auf den Hauptzweck, die Bildung neuer Organe, Stärke, Zuckerarten, Inulin und Fette physiologisch gleichwerthig sind, insofern diese Stoffe einander vertreten können; so bilden sich die Zellhäute des Samenkeims von Allium Cepa auf Kosten des fetten Oels im Endosperm, die Zellhäute der Blätter und Wurzeln aber, welche aus der Zwiebel von Allium Cepa hervorwachsen, nehmen ihr Baumaterial offenbar aus dem glycoseartigen Stoff, der die Zwiebelschalen als Lösung erfüllt; zu demselben Zwecke wird aber in der Runkelrübe Rohrzucker, in der Dahlienknolle Inulin, in der Kartoffelknollen, Tulpenzwiebel u. s. w. Stärke angehäuft und dann verbraucht. In den meisten Samen sind aber alle diese Kohlehydrate durch Fett vertreten, und es ist nicht zweifelhaft, dass dieses bei der Bildung der neuen Organe das Material zum Wachsthum der Zellhäute hergiebt.

In die Reihe dieser physiologisch gleichwerthigen Stoffe gehört endlich der Zellstoff selbst; auch er kann als Reservestoff in grosser Menge abgelagert werden: so im Endosperm der Dattel, deren harter Kern zum grössten Theil aus Zellstoff besteht, der in Form getüpfelter Verdickungsmassen der Endospermzellhäute vorhanden ist; diese werden unter dem Einflusse des Saugorgans am Co-

tyledon des Keimes aufgelöst, ihre Lösungsproducte in die wachsenden Keimtheile eingeführt, um hier schliesslich das Material zu dem Wachsthume der neuen Zellwände herzugeben.

Vergleicht man dagegen die Stoffe, welche in den ruhenden Samen, Knollen, Zwiebeln und anderen Reservestoffbehältern vorhanden sind, mit den Stoffen, welche in den leitenden Geweben und wachsenden Organen der Keimtriebe und jungen Wurzeln auftreten, und von denen wir schon wissen, dass sie nothwendig aus jenen entstehen müssen, weil kein anderes Material vorhanden ist, so ergiebt sich, dass die Reservestoffe während ihres Verbrauchs zum Wachsthum und während ihrer Wanderung zu den wachsenden Organen, wiederholten Metamorphosen unterliegen, bevor die stabile Form des Zellstoffes erreicht wird. So tritt in allen ölhaltigen Samen während der Keimung vorübergehend Zucker und Stärke auf, oft in grossen Massen sich anhäufend, bis sie endlich am Ende der Keimung verschwinden; in dem Grade, wie sie entstehen, mindert sieh das ursprünglich vorhandene Fett, in dem Grade, wie sie wieder verschwinden, mehrt sich der Zellstoff der Zellhäute. Die Stärke anderer Reservestoffbehälter wandert aus diesen in wachsende Organe unter Auftreten von Zucker, es bildet sich in den wachsenden Geweben selbst vorübergehend wieder feinkörnige Stärke, die endlich mit dem Wachsthume der Zellhäute wieder verschwindet. Diese transitorische Stärkebildung in den wachsenden Geweben selbst ist eine ungemein verbreitete Erscheinung, gleichgiltig, ob die Reservestoffbehälter mit Fett, Inulin, Zucker, Stärke oder Zellstoff gefüllt waren. Die transitorische Stärke erscheint in den Parenchym- und Epidermiszellen junger Organe, nur selten in denen der Fibrovasalstränge, nachdem sie sich eben aus dem Urmeristem differenzirt haben, und verschwindet, wenn das letzte rasche Längenwachsthum sich vollzieht, gewöhnlich unter Auftreten und baldigem Verschwinden von Zucker (Glycose).

Auch bei dem Verbrauche und der Fortschaffung der in den Reservebehältern aufgespeicherten Eiweissstoffe scheinen entsprechende Metamorphosen vorübergehend einzutreten, obgleich sich dieselben nicht wie die der Fette und Kohlehydrate durch mikrochemische Beobachtungen verfolgen lassen. So geht ein Theil des Caseïns in den Cotyledonen der Leguminosen während der Keimung in Albumin über; der in Wasser unlösliche Weizenkleber (im Endosperm) wird gelöst und in die Keimpflanze übergeführt. Auch tiefer greifenden Zersetzungen scheinen die Eiweissstoffe der Samen bei der Keimung zu unterliegen; das in den Keimtheilen vorübergehend auftretende Asparagin kann nur unter theilweiser Zersetzung der Eiweissstoffe sich bilden [1]). Es scheint aber, dass diese unter dem Einflusse der energischen Oxydation, welcher der keimende Same unterliegt, entstehenden Zersetzungsproducte der Eiweissstoffe später, d. h. in den wachsenden Keimtheilen wieder zur Bildung von Eiweissstoffen verbraucht werden.

Das bisher Gesagte bezog sich auf Wachsthumsvorgänge, welche unter Verbrauch der in den Reservestoffbehältern aufgespeicherten Stoffe verlaufen; unter-

1) Nach Hosaeus entsteht bei der Keimung sogar Ammoniak; Borsčow behauptet auch bei der Vegetation der Pilze die Entbindung freien Ammoniaks (Mélanges biol. tirés du Bulletin de l'Acad. imp. sc. nat. Petersbourg VII, 1868); jedoch wird diess von Wolf u. Zimmermann (Bot. Zeitg. 1871, No. 18, 19) in Abrede gestellt.

sucht man nun in ähnlicher Weise Pflanzen, deren Reservenahrung aufgezehrt ist, deren grüne Blätter unter Mitwirkung des Lichts assimiliren und die zum Wachsthum der Knospen, Wurzeln u. s. w. nöthigen Stoffe bilden, so findet man in den leitenden Geweben der Blattnerven, Blattstiele, Internodien bis zu den Knospen und Wurzelspitzen hin dieselben Stoffe in ähnlicher Vertheilung und unter ähnlichen Metamorphosen, wie in den Keimtrieben. Daraus folgt nun, dass die chlorophyllhaltigen Assimilationsorgane für die wachsenden Theile der Pflanze dieselbe Bedeutung haben, wie die Reservestoffbehälter für die Keimtriebe, nur mit dem Unterschiede, dass jene die Baustoffe erst neu erzeugen, während sie in den Reservestoffbehältern nicht erzeugt, sondern nur aufbewahrt werden.

Die organischen Verbindungen, welche in den chlorophyllhaltigen Zellen unter Zersetzung von Kohlensäure und Wasser im Licht ursprünglich entstehen, sind gewöhnlich Kohlehydrate, und zwar meist Stärke, seltener Zucker, zuweilen vielleicht Fett. Ich habe gezeigt, dass die in den Chlorophyllkörpern normal vegetirender Pflanzen so gewöhnlich vorkommenden Stärkeeinschlüsse (p. 49) nur dann entstehen, wenn die Pflanze den bekannten Bedingungen der Assimilation unterliegt, wenn sie unter Einfluss des Lichts Kohlensäure und Wasser zersetzt; Keimpflanzen, welche durch Wachsthum im Finstern ihren Vorrath an Reservestoffen völlig erschöpft haben und dann der Einwirkung des Lichts ausgesetzt werden, bilden zunächst ihr Chlorophyll aus, und die ersten Stärkekörner, welche man einige Zeit später in der Pflanze auffindet, sind die im Chlorophyll, anfangs klein, dann immer mehr wachsend; erst später findet man Stärke auch in den leitenden Geweben der Blattstiele und Internodien bis zu den Knospen hin, die dann von Neuem zu wachsen anfangen. Ich habe ferner gezeigt, dass diese in den Chlorophyllkörnern entstehenden Stärkeeinschlüsse im Finstern verschwinden, d. h. aufgelöst und in die leitenden Gewebe übergeführt werden. Bei Allium Cepa bildet das Chlorophyll keine Stärke, in den grünen Blättern dieser Pflanzen entsteht aber eine dem Traubenzucker ähnliche Substanz in grosser Menge, die sich durch alle Gewebe der Pflanze verbreitet: wo man im Chlorophyll Fetttropfen findet, da scheinen diese erst auf Kosten der dort gebildeten Stärke zu entstehen, wie namentlich aus den Vorkommnissen bei Spirogyra hervorzugehen scheint.

Die mikrochemische Verfolgung der Assimilationsproducte in den leitenden Geweben führt nun auch hier wieder zu dem Schluss, dass die in den chlorophyllhaltigen Zellen entstandene Stärke mannichfachen chemischen Metamorphosen unterliegt, bevor sie in die wachsenden Gewebe und in die Reservestoffbehälter gelangt. Zunächst ist zu erwähnen, dass auch während der eigentlichen Vegetationszeit die den wachsenden Theilen zugeleiteten Stoffe innerhalb des jungen Parenchyms, sobald es sich aus dem Urgewebe differenzirt, zur Bildung feinkörniger Stärke Anlass geben, welche sich hier zeitweilig, transitorisch anhäuft, um bei dem letzten raschen Wachsthum der Zellen zu verschwinden; in den ausgewachsenen Blättern wird dann von Neuem Stärke u. s. w. durch Assimilation erzeugt, in den leitenden Geweben treten später wieder Stärke und Stoffwechselproducte derselben auf, nicht um hier verwendet, sondern nur, um den noch jüngeren Theilen zugeleitet zu werden. — Die Metamorphosen der Baustoffe, welche aus den Assimilationsorganen den Reservestoffbehältern zufliessen, zeigen im Allgemeinen die umgekehrte Reihenfolge, wie bei der Keimung: die in den Blättern erzeugte Stärke verwandelt sich bei der wachsenden Runkelrübe in den Blatt-

stielen in Glycose, aus welcher in der anschwellenden Wurzelknolle krystallisirbarer Rohrzucker entsteht, bei Helianthus tuberosus in Inulin, welches durch den Stamm den unterirdischen Knollen zugeleitet wird, bei der Kartoffel, deren fertige Blätter Stärke bilden, findet man in den leitenden Geweben vorwiegend eine der Glycose ähnliche Substanz, die sich bis in die wachsenden Knollen hineinzieht und dort offenbar das Material zur Bildung der grossen Stärkemassen liefert; in den reifenden Früchten und Samen findet man gewöhnlich reichlich Glycose, welche mit der Reife aus den Samen verschwindet, indem sich die Stärke in deren Reservestoffbehältern bildet; bei Ricinus entsteht das Fett des Endosperms offenbar auf Kosten der dem Samen zugeleiteten zuckerartigen Substanz; im Embryo derselben Pflanze, sowie der Cruciferen wird vorübergehend feinkörnige Stärke gebildet, welche mit der Reife verschwindet und durch fettes Oel ersetzt wird.

Ob nun auch die eiweissartigen Stoffe schon in den assimilirenden, chlorophyllhaltigen Zellen entstehen, oder nur hier entstehen können, ist eine noch ungelöste Frage; dass sie in den chlorophyllhaltigen Zellen der Algen entstehen, ist nicht fraglich, ob sie aber bei Pflanzen mit differenzirten Geweben auch nur in den chlorophyllhaltigen Zellen sich bilden können, ist darnach nicht zu entscheiden; jedenfalls zeigen die Versuche über künstliche Ernahrung der Hefepilze, dass diese im Stande sind aus Zucker und einem Ammoniak- oder salpetersauren Salz (unter Assistenz der Aschenbestandtheile) nicht nur Zellstoff, sondern auch Eiweissstoffe zu bilden, wie aus der Vermehrung des Protoplasmas der sich rasch vermehrenden Zellen folgt; können diess nun die farblosen Hefezellen, so darf man bis auf Weiteres glauben, dass auch die nicht chlorophyllhaltigen Zellen anderer Pflanzen Eiweissstoffe erzeugen, wenn ihnen nur von den Blättern her Kohlehydrate oder Fette (oder beides) und von der Wurzel her Ammoniak- oder salpetersaure Salze zugeführt werden. Dass die Bildung eiweissartiger Stoffe in dieser Weise wahrscheinlich innerhalb der leitenden Gewebe der Blattstiele und der Internodien stattfindet, darf aus der Ablagerung des oxalsauren Kalkes in diesen Geweben geschlossen werden, insofern bei der Bildung des letzteren die Schwefelsäure von dem Kalk getrennt wird, deren Schwefel in die chemische Formel der Eiweissstoffe eintritt (vergl. mein Handbuch der Experimental-Physiologie p. 345).

Wenn mit dem Schluss der Vegetationsperiode die Blätter sich entleeren, die einjährigen Theile absterben, so wird nicht nur die in jenen zuletzt gebildete Stärke, sondern auch die Substanz der Chlorophyllkörner selbst aufgelöst und durch die Blattstiele den Reservestoffbehältern zugeführt; die Blätter entleeren sich, alle noch nutzbaren Stoffe werden den dauernden Organen einverleibt; sie entfärben sich; gewöhnlich bleibt als Rest der aufgelösten Chlorophyllkörner eine Anzahl sehr kleiner, gelber, glänzender Körnchen in den Mesophyllzellen zurück, die herbstlich entleerten Blätter sind dann gelb, und wenn sie roth erscheinen, rührt diess von einem rothen Safte her, der neben jenen Körpern die Zellen erfüllt; ausserdem bleiben in den abfallenden Blättern oft enorme Mengen von oxalsauren Kalkkrystallen übrig; die für die Pflanze werthvolleren Aschenbestandtheile, Phosphorsäure und Kali besonders, wandern mit der Stärke und den protoplasmatischen Gebilden in die dauernden Theile über; so dass also die abfallenden Blätter nur noch aus einem Gerüst von Zellhäuten und den für die Pflanze werthlosen Nebenproducten des Stoffwechsels bestehen.

sucht man nun in ähnlicher Weise
deren grüne Blätter unter Mitwirk
thum der Knospen, Wurzeln u. s.
leitenden Geweben der Blattnerven
und Wurzelspitzen hin dieselben S
lichen Metamorphosen, wie in den K
rophyllhaltigen Assimilationsorgane f
Bedeutung haben, wie die Reservesto
Unterschiede, dass jene die Baustoffe
servestoffbehältern nicht erzeugt, sond

Die organischen Verbindungen,
unter Zersetzung von Kohlensäure und
sind gewöhnlich Kohlehydrate, und zw
vielleicht Fett. Ich habe gezeigt, dass d
tirender Pflanzen so gewöhnlich vorkom
entstehen, wenn die Pflanze den bekann
liegt, wenn sie unter Einfluss des Lichts
pflanzen, welche durch Wachsthum im
völlig erschöpft haben und dann der Ei
bilden zunächst ihr Chlorophyll aus, un
einige Zeit später in der Pflanze auffindet,
dann immer mehr wachsend; erst später
Geweben der Blattstiele und Internodien
Neuem zu wachsen anfangen. Ich habe fe
phyllkörnern entstehenden Stärkeeinschlüs
gelöst und in die leitenden Gewebe überge
das Chlorophyll keine Stärke, in den grü
aber eine dem Traubenzucker ähnliche Sub
alle Gewebe der Pflanze verbreitet; wo man
scheinen diese erst auf Kosten der dort geb
mentlich aus den Vorkommnissen bei Spirog

Die mikrochemische Verfolgung der As
Geweben führt nun auch hier wieder zu de
phyllhaltigen Zellen entstandene Stärke manni
unterliegt, bevor sie in die wachsenden Gew
gelangt. Zunächst ist zu erwähnen, dass auc
tionszeit die den wachsenden Theilen zugel
Parenchyms, sobald es sich aus dem Urgewebe
ger Stärke Anlass geben, welche sich hier zeitw
dem letzten raschen Wachsthum der Zellen zu
senen Blättern wird dann von Neuem Stärke
in den leitenden Geweben treten später wied
derselben auf, nicht um hier verwendet, so
Theilen zugeleitet zu werden. — Die Metam
den Assimilationsorganen den Reservestoffbe
meinen die umgekehrte Reihenfolge, wie be
erzeugte Stärke verwandelt sich bei der wa

slichen Stärke eine wichtige Thatsache. Kommt es z. B. darauf an, die in den lättern der Kartoffel erzeugte Stärke in die Knollen zu transportiren, so muss sie othwendig in eine lösliche Form übergehen, die wir in den leitenden Geweben les Stammes als Glycose vorfinden; würde sich aber diese Glycose in den Knollen icht weiter verändern, so würde sich eine Glycoselösung von immer steigender Concentration in den leitenden Geweben und der Knolle gleichförmig vertheilen, eine vollständige Ansammlung des Reservestoffes in der Knolle allein, wäre unmöglich; allein die Glycose wird in der Knolle verbraucht zur Bildung von Stärkekörnern, es kann also beständig ein neues Quantum nachströmen, und so wird nach und nach die ganze Masse des in den Blättern erzeugten Materials in die Reservestoffbehälter übertragen; die Stärke wird erst in Glycose, diese wieder in Stärke verwandelt, und eben in diesem chemischen Processe liegt das Vehikel der Bewegung. Gewöhnlich wird schon in dem leitenden Parenchym transitorische Stärke gebildet, die natürlich nicht als solche von Zelle zu Zelle wandert, sondern dadurch sich fortbewegt, dass die Körner in der einen Zelle sich lösen, das Lösungsproduct diffundirt in die nächste Zelle und wird dort zur Bildung von Stärkekörnern verbraucht, die sich dann wieder lösen u. s. w. — Wenn sich ferner in den Knollen der Runkelrübe Rohrzucker bildet, so wird dadurch die Bewegung der Glycose, welche aus der im Chlorophyll assimilirten Stärke entsteht, nach der Knolle hin gefördert; jedes Glycosetheilchen wird, wenn es in die Knolle gelangt, chemisch verändert, verbraucht und somit das moleculare Gleichgewicht der Glycoselösung zerstört, die Wurzel wirkt wie ein anziehender Körper auf die Glycose in den Blattstielen; die beständige Entstehung von Glycoselösung in den Blättern aber auf Kosten der Stärke bewirkt dort ein Steigen der Concentration und ein Fortströmen der Moleküle gegen die Wurzel hin, wo die Concentration der Glycose beständig sinkt, indem die des Rohrzuckers steigt. — Denselben Sinn hat offenbar die Bildung des Inulins in den Dahlien- und Topinamburknollen, die Bildung der Fette in den reifenden Samen auf Kosten des ihnen zuströmenden Zuckers.

Die Mitwirkung des Druckes, den die Gewebespannung auf die Zellsäfte ausübt, zur Bewegung nach den Verbrauchsorten hin, folgere ich, auch wo es sich um geschlossene Zellen handelt, aus der Thatsache, dass an den Querschnittsflächen saftiger Organe namhafte Mengen von Gewebeflüssigkeit, sowohl aus dem Parenchym, wie aus den Cambiformzellen hervortreten, die offenbar durch innere Druckkräfte hervorgepresst werden. Da nun in den Knospen und Wurzelspitzen die Gewebespannung und der Turgor immer geringer ist als an den älteren Theilen, so wird von diesen aus das Streben zur Filtration der Säfte nach jenen hin vorhanden sein und im gleichen Sinne wie die Diffusion wirken.

Dass auch der Inhalt der durchbohrten Siebröhren und Milchsaftgefässe unter bedeutendem Druck von Seiten der umgebenden Gewebe steht, zeigt das massenhafte Ausquellen dieser Säfte bei Durchshneidung der Organe. Die dem Druck unterligende Flüssigkeit wird innerhalb dieser Röhren dahin auszuweichen suchen, wo der Druck geringer ist, also wieder in die Knospen- und Wurzelspitzen; zugleich werden die Krümmungen und Zerrungen der Organe durch den Wind bewirken, dass die Inhaltsflüssigkeit der Siebröhren und Milchsaftgefässe von den sich krümmenden älteren Theilen aus gegen die spannungslosen Knospentheile hin gedrückt wird.

Das hier in gedrängter Kürze Mitgetheilte stützt sich auf eine Reihe ausführlicher mikrochemischer und experimenteller Untersuchungen, welche ich in der Bot. Zeitung 1859, 1862, 1863, 1864, 1865, ferner in Pringsheim's Jahrbuch f. wiss. Bot. Bd. III, p. 183 f., ferner in der Flora 1862, p. 129, 289 und Flora 1863, p. 33 und 193 beschrieben und in meinem Handbuche der Experimental-Physiologie in der Abtheilung »Stoffmetamorphosen« im Zusammenhange dargestellt habe[1]. Die Begründung der hier mitgetheilten Anschauungen wird der Leser in diesen Schriften finden, hier mögen dagegen einige Beispiele zur besseren Veranschaulichung des über die Stoffmetamorphosen und über die Wanderung der assimilirten Stoffe Gesagten dienen, wobei im Voraus zu bemerken ist, dass ich unter Traubenzucker, oder Zucker schlechthin, eine im Zellsaft gelöste, Kupferoxyd leicht reducirende, in starkem Alkohol leicht lösliche Substanz verstehe, die indessen nicht immer genau dem Traubenzucker der Chemiker entsprechen mag, worauf bei dem hier verfolgten Zweck wenig ankommt.

1) Die Zwiebelschalen der Tulpe, d. h. die 4—5 farblosen, dicken, als Reservestoffbehälter dienenden Blätter, enthalten, so lange die Pflanze ruht, neben beträchtlichen Mengen schleimiger, eiweissartiger Substanz, sehr viel grobkörnige Stärke in ihrem Parenchym. Zucker lässt sich um diese Zeit auf mikrochemischen Wege nicht nachweisen. Sobald die im Innern der Zwiebel verborgene Knospe des Laub- und Blüthenstengels, die sammt allen Blüthentheilen schon im vorigen Sommer angelegt ist, im Februar zu treiben beginnt und die Wurzeln aus dem Zwiebelkuchen austreten, findet man im Parenchym der Zwiebelschalen neben der Stärke auch kleine Mengen von Zucker; das ganze Parenchym und die Epidermis des Laubstengels, der jungen Laubblätter, des Perigons, der Antheren, Filamente und der Carpelle erfüllt sich mit feinkörniger Stärke, deren Substanz offenbar aus den Zwiebelschalen abstammt, wo die Stärkekörner sich in Zucker umwandeln, welcher in die wachsenden Organe hinüber diffundirt und dort, soweit er nicht unmittelbar verbraucht wird, wieder zur Bildung von Stärkekörnern das Material liefert.

Neben dem Verbrauch zu dem anfangs langsamen Wachsthum der Zellhäute dauert diese transitorische Stärkebildung, auf Kosten der in den Zwiebelschalen enthaltenen, in den jungen Internodien, Laubblättern und Blüthentheilen anfangs fort; die Zellen vergrössern sich und erfüllen sich immer mehr mit feinkörniger Stärke bis zu der Zeit, wo die Knospe über den Boden kommt (Fig. 441); alsdann erfolgt die rasche Streckung des Stengels, die Laubblätter breiten sich aus, die Blüthenknospe entfaltet sich; bei der raschen und beträchtlichen Vergrösserung der Zellen, welche diese Entfaltung bedingt, verschwindet nun in allen diesen Theilen die feinkörnige Stärke unter vorübergehendem Auftreten von Zucker; sie liefert das Material zum Wachsthum der Zellhäute; wenn sich alle oberirdischen Theile vollkommen entfaltet haben, sind ihre nun viel grösseren Zellen stärkeleer. Der entsprechende Verlust, den die Zwiebelschalen bis dahin erfahren, macht sich an der Verminderung ihrer Stärkekörner deutlich bemerkbar, man findet sie in allen Stadien der Auflösung begriffen; gleichzeitig nimmt auch der Turgor der Zwiebelschalen ab, sie werden runzelig; die Zuckerbildung in ihnen auf Kosten der Stärke dauert noch fort, auch wenn die oberirdischen Theile ihr Wachsthum bereits beendigt haben. Die in den Zwiebelschalen aufgespeicherte Stärke findet nämlich noch eine andere Verwendung; während sich der Blüthenstengel entfaltet, beginnt auch schon die Ersatzknospe in der Axel der obersten Zwiebelschale sich rasch auszubilden (angelegt war sie bereits im vorhergehenden Sommer); ihre Niederblätter schwellen an und füllen sich mit Stärke; der zum Wachsthum des Blüthenstengels nicht verbrauchte Rest derselben wandert aus den Schalen der Mutterzwiebel durch den Zwiebelkuchen in die junge Zwiebel (2 in Fig. 441); jene werden nach und nach

1) Die neueren Arbeiten von Schröder (Jahrb. f. wiss. Bot. VII, p. 264), Sorauer, Siewert, Roestell u. a. (zusammengestellt im Jahresbericht über die Fortschritte der Agriculturchemie für 1868 und 1869 von Hoffmann und Peters. Berlin 1871) enthalten neue Bestätigungen meiner genannten Darstellung.

ıtleert, während die grünen Laubblätter am Licht assimiliren und zum Wachsthum
ən Zwiebel das Ihrige beitragen, schrumpfen sie völlig zusammen; mit dem Verluste
nilirten Stoffen geht der des Wassers
ı Hand. Die Schalen der blühenden
wiebeln vertrocken endlich zu dünnen
Häuten (auch der Blüthenstengel stirbt
b), welche nun als schützende Hülle für
angewachsene Tochterzwiebel dienen;
in letzterer sammelnden Reservestoffe
ı zum Theil von denen der Mutter-
ab, sie werden aber durch die Assimi-
roducte der grünen Blätter des Blüthen-
vervollständigt. Ist dieser dann auch
ben, so bleibt von der ganzen Pflanze
ıbrig als die Ersatzknospe, die sich zur
wiebel ausgebildet hat und einstweilen
uen Organe entfaltet, sie ruht schein-
lein im Innern wächst das Stammende
weiter, erzeugt neue Blattanlagen und
henknospe für's nächste Jahr, wo sich
r beschriebene Process wiederholt.

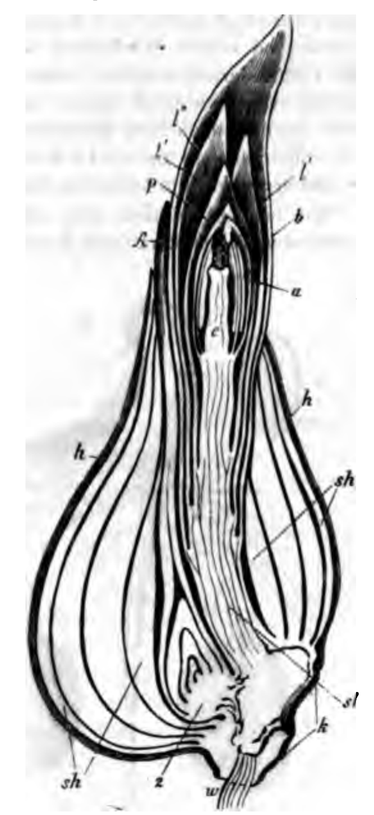


Fig. 441. Längsschnitt einer austreibenden Zwiebel von Tulipa praecox; *h* braune, die Zwiebel überziehende Häute; *k* der Zwiebelkuchen, d. h. der die Zwiebelschalen (Niederblätter) *sh sh* tragende Stammtheil *sl* der verlängerte, die Laubblätter *l' l'* tragende Stammtheil, der oben in die terminale Blüthe übergeht; *c* der Fruchtknoten, *a* Antheren, *p* Perigon. — *z* Seitenknospe (junge Zwiebel) in der Axel der jüngsten Zwiebelschale; bei λ die Spitze des ersten Blattes dieser Seitenknospe, die sich als Ersatzknospe zur nächstjährigen Zwiebel ausbildet. — *w* die Wurzeln, welche an den Fibrovasalsträngen des Zwiebelkuchens entspringen.

wurde bisher nur die Beziehung der
ınd des aus ihr entstandenen Zuckers
achsthum angedeutet; nebenher ent-
ıber auch, und wahrscheinlich ebenfalls
ten dieser Kohlehydrate, noch andere
die Farbstoffe der Blüthe, das fette Oel
Pollenkörnern u. a. Die in den Zwiebel-
anfangs enthaltenen Eiweisstoffe ent-
ich aus ihnen ebenfalls, sie liefern das
ı zur Bildung des Protoplasmas in den
Zellen des wachsenden Blüthenstengels,
sser Theil wird offenbar als Bildungs-
l der Chlorophyllkörner in den ergrü-
Laubblättern verwendet, deren Auf-
nun ist, durch Assimalition mindestens
viel Stoffe zu erzeugen, als zum Aufbau
der absterbenden Blüthenstengels ver-
worden sind, und diese an die Zwiebel
ern.

Der reife Same von Ricinus communis enthält einen Embryo von sehr geringer
nmitten eines reichlich entwickelten Endosperms; beide enthalten keine Stärke,
inen Zucker oder andere Kohlehydrate, wenn man von der sehr geringen Gewichts-
des Zellstoffs der dünnen Zellwände absieht. — Die Reservenahrung besteht aus sehr
em Oel (bis zu 60 Proc.) und eiweissartigen Stoffen, deren Mengung und Gestalts-
ıisse schon p. 54 dargestellt wurden. — Das sehr geringe im Embryo enthaltene
m derartiger Stoffe würde nur für eine erste und höchst unbedeutende Entwickelung
mtheile ausreichen, die enorme Vergrösserung derselben bei der Keimung muss
ast ganz auf die Rechnung der im Endosperm abgelagerten Substanzen gesetzt wer-
as Endosperm von Ricinus wächst während der Keimung um ein sehr Beträchtliches,
hl zuerst zeigte, das dazu verbrauchte Stoffquantum wird also dem Keime entzogen.
ıen dünnen breiten Cotyledonen bleiben, mit ihren Oberflächen an einander liegend,

im Endosperm stecken, nachdem die Wurzel und das hypocotyle Stammstück längst aus dem Samen ausgetreten sind; sie berühren mit ihren Rückenflächen das Endospermgewebe, das sie allseitig umgiebt, und nehmen die Reservestoffe aus ihm auf, indem sie sich langsam vergrössernd seinem Wachsthum folgen. Wenn die Keimtheile schon eine sehr beträchtliche Vergrösserung erfahren haben, die Wurzel viele Seitenwurzeln entwickelt hat, streckt sich das hypocotyle Glied derart, dass die Cotyledonen aus dem nun völlig entleerten, zu einem dünnhäutigen Sack zusammengeschrumpften Endosperm herausgezogen, über die Erde emporgehoben und am Licht ausgebreitet werden, wo sie noch beträchtlich fortwachsen und ergrünen, um fortan als erste Assimilationsorgane zu dienen.

Wie bei der Keimung aller ölhaltigen Samen, entsteht auch hier im Parenchym jedes wachsenden Theils Stärke und Zucker, die erst nach vollendeten Wachsthum der betreffenden Gewebecomplexe aus diesen verschwinden. Da auch das Endosperm hier selbständig wächst, so wird, der allgemeinen Regel folgend, in ihm transitorisch Stärke und Zucker erzeugt. Die Cotyledonen nehmen das fette Oel, wie es scheint, als solches aus dem Endosperm in sich auf, und von hier verbreitet es sich in dem Parenchym des hypocotylen Gliedes und der Wurzel, um erst in den wachsenden Geweben selbst als Material zur Bildung von Stärke und Zucker zu dienen, die ihrerseits nur Vorläufer der Zellhautbildung sind. Bei diesen Wachsthumsvorgängen entsteht aber auch Gerbstoff, der keine weitere Verwendung erfährt, er bleibt in den vereinzelten Zellen, wo er sich sammelt, bis nach beendigter Keimung anscheinend unverändert liegen; es ist kaum zweifelhaft, dass das Material zur Bildung dieses Gerbstoffs ebenfalls, wenn auch vielleicht erst nach vielfachen Metamorphosen, von dem fetten Oel des Endosperms abstammt. — Die Sauerstoffaufnahme, welche bei jedem Wachsthumsprocess, zumal auch bei allen Keimungen unentbehrlich ist, hat hier und bei allen sämmtlichen ölhaltigen Samen noch eine weitere Bedeutung, infosern die Bildung von Kohlehydraten auf Kosten des fetten Oels mit Sauerstoffaufnahme in die Substanz verbunden ist.

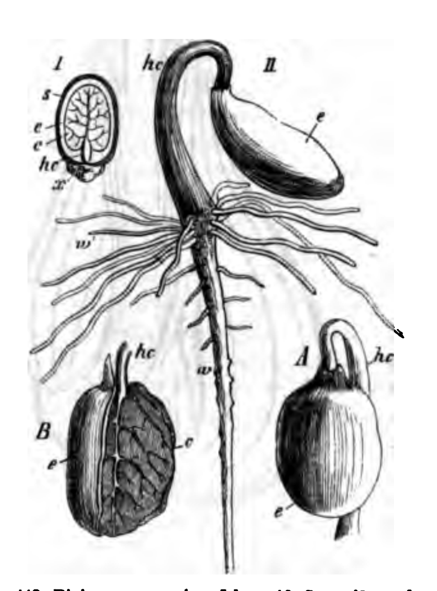


Fig. 442. Ricinus communis: *I* der reife Same längs durchschnitten, *II* die Keimpflanze, deren Cotyledonen noch im Endosperm stecken, was durch *A* und *B* noch näher ersichtlich wird. — *s* Samenschale, *e* Endosperm, *c* Cotyledon, *hc* hypocotyles Stammglied, *w* Hauptwurzel, *w'* Nebenwurzeln derselben; *x* ein den Euphorbiaceen eigenthümliches Anhängsel des Samens.

Da die Stoffmetamorphosen mit dem Wachsthum der einzelnen Theile gleichen Schritt halten, so ändert sich die Vertheilung der Stoffwechselproducte in den Geweben beständig und kann nur durch Beachtung aller hier obwaltenden Umstände verstanden werden. Die mikrochemische Untersuchung der Keimpflanze in dem durch Fig. 442 *II* repräsentirten Zustand ergiebt z. B. folgende Vertheilung: im Endosperm findet sich neben vielem Fett wenig Stärke und am Umfang auch Zucker; in den langsam wachsenden Cotyledonen ist Epidermis und Parenchym mit Fetttropfen erfüllt, zahlreiche Epidermiszellen enthalten Gerbstoff, Stärkekörnchen finden sich nur im Parenchym der Blattnerven; das hypocotyle Stammstück, jetzt eben im raschesten Wachsthum begriffen, enthält neben verhältnissmässig wenig Oel viel Stärke und Zucker im Parenchym, und zahlreiche Zellen der Epidermis und des Parenchyms sind mit Gerbstoff erfüllt. Die Hauptwurzel hat ihr Längen- und

Dickenwachsthum vorerst vollendet (später, nach der Keimung, beginnt es von Neuem), sie enthält in ihrem unteren Theile weder Stärke noch Zucker (erstere ist in der Wurzelhaube vorhanden), in ihrem oberen, wo die Seitenwurzeln entspringen, und in diesem selbst ist noch Zucker vorhanden, der hier den fortwachsenden Spitzen der letzteren zugeleitet wird. — Wenn später das hypocotyle Glied sich gerade aufgerichtet hat und vorerst nicht mehr wächst, so sind in ihm Oel, Stärke, Zucker fast ganz verschwunden, dafür sind die Zellhäute gross geworden, die Gefässe und ersten Holz- und Bastzellen bereits verdickt u. s. w.; nach Aufrichtung des Keimstengels breiten sich die Cotyledonen stark wachsend aus, auch in ihnen verschwindet nun der Rest des fetten Oels, das sie aus dem Endosperm aufgenommen hatten, sammt der Stärke und dem Zucker. Somit ist die Keimpflanze nun in einen Zustand eingetreten, wo die stickstofffreien Reservestoffe verbraucht sind, dafür ist ein Gerüste fester und umfangreicher Zellhäute entstanden, als Nebenproduct ein Quantum von Gerbstoff in zahlreichen Zellen, sowie verschiedene andere im Samen nicht vorhandene Stoffe zurückgeblieben.

Die eiweissartigen Stoffe, welche im reifen Samen ein so eigenthümliches und inniges Gemenge mit dem Fett bilden und zum Theil in Form von Krystalloiden in den Aleuronkörnern des Endosperms enthalten sind, werden während der geschilderten Vorgänge ebenfalls aus dem Endosperm in die Keimtheile übergeführt, wo sie zur Bildung des Protoplasmas dienen; während der ganzen Keimungszeit findet man die Zellen der Fibrovasalstränge, später nur die des Phloëms mit eiweissartigen Schleim dicht erfüllt; in ihnen bewegen sich diese Stoffe offenbar zu den Wurzelspitzen hin, wo beständig neue Zellen gebildet werden; jede jüngste Anlage einer Seitenwurzel macht sich bei den Reactionen als eine Anhäufung eiweissartiger Substanz neben dem Fibrovasalstrange der Hauptwurzel bemerklich. Ein sehr namhafter Theil dieses Materials bleibt aber in dem oberen Stammtheile des Keimes, wo sich neue Blätter bilden, und noch mehr in den Cotyledonen selbst, um das Material zur Bildung der zahlreichen Chlorophyllkörner zu liefern.

Nach dem Verbrauch der Reservestoffe am Ende der Keimung sind die Zellen mit Ausnahme der jüngsten Knospentheile und Wurzelspitzen frei von bildungsfähigem Stoff, bei grossem Volumen und Wassergehalt besitzt die Pflanze sehr geringes Trockengewicht, dieses ist sogar geringer als das des Samens, weil ein Theil der Substanz durch den Athmungsprocess zerstört ist. Aber aus dem früheren unthätigen Stoffvorrath sind lebensfähige Organe entstanden, die Wurzeln nehmen Wasser und gelöste Nährstoffe auf, die ergrünten Cotyledonen beginnen zu assimiliren, sie erzeugen Stärke in ihrem Chlorophyll, später findet sich diese auch in dem Parenchym der Stiele und im Stengel bis in die Knospe hinein, deren junge Blätter von den Assimilationsproducten des Chlorophylls fortwachsen; anfangs ist die Entfaltung neuer Blätter, die Verdickung und Verlängerung von Stamm und Wurzel sehr langsam; aber mit jedem neu entwickelten Blatt, jeder neuen aufsaugenden Wurzel ist die Arbeitskraft der Pflanze gesteigert, an jedem folgenden Tage kann sie mehr Baumaterial erzeugen, als an jedem vorhergehenden, und so steigert sich auch die Geschwindigkeit des Wachsthums.

Untersucht man eine Ricinuspflanze zur Zeit der kräftigsten Vegetation, wo die grünen Blätter das Material für den Stoffwechsel in allen Organen liefern, so findet man in ihrem Chlorophyll Stärke, die sich von hier aus durch das Parenchym der Blattnerven, Blattstiele in den Stamm abwärts bis in die Wurzel, aufwärts bis in die jungen noch nicht assimilirenden Blätter verbreitet; der Ueberschuss, der nicht unmittelbar zum Wachsthum verbraucht wird, lagert sich in reichlicher Menge im Mark und in den Markstrahlen ab; hier ist die Stärke (ausser im Chlorophyll) überall von Zucker begleitet, offenbar ist er es, der die Diffusion von Zelle zu Zelle vermittelt und zugleich immer wieder das Material zur Bildung neuer Stärkekörner liefert; der Zucker ist das in Diffusion befindliche, bewegliche, die Stärkekörner das vorübergehend ruhende Product.

Die Vertheilung von Stärke und Zucker zeigt ferner, dass sie vom Hauptstamme aus durch die Spindel der Inflorescenz und die Blüthenstiele in den parenchymatischen Geweben

sich fortbewegend, in die jungen Gewebe der Blüthentheile, der wachsenden Frucht und der Samenknospen eindringen, um dort zur Bildung von Zellstoff verbraucht zu werden; zumal in der nächsten Nähe derjenigen Zellschichten, die später das harte Endocarp und die feste Samenschale bilden, sammelt sich die zugetheilte Stärke in reichlicherer Menge für den hier ausgiebigeren Verbrauch, um nach völliger Ausbildung dieser Gewebeschichten auch hier zu verschwinden.

Durch den Samenträger wird Stärke und Zucker den Samenknospen zugeführt; sie verbreiten sich in den Integumenten und im Umfang des Knospenkerns; in das heranwachsende Endosperm tritt reichlicher Zucker ein, der das Material zur Bildung des fetten Oels liefert, welches nach und nach, während immer neue Zuckermengen von aussen eintreten, sich anhäuft. Im heranwachsenden Embryo erfüllen sich die Zellen zu einer gewissen Zeit mit feinkörniger Stärke, die dann völlig verschwindet und durch fettes Oel ersetzt wird. Alles weist darauf hin, dass das Fett des reifen Ricinussamens aus der Stärke und dem Zucker entsteht, die ihm während der Reifezeit aus den Assimilationsorganen zugeführt wurden, aber auch das harte holzige Pericarp und die Samenschale haben ihr Bildungsmaterial in jenen Stoffen gefunden. Die in den jungen Blättern sich ansammelnden Eiweissstoffe, aus denen die Chlorophyllkörner sich bilden, sowie diejenigen Quantitäten dieser Substanzen, welche im Samen sich als Reservenahrung anhäufen, werden in den Siebröhren und Cambiformzellen der Fibrovasalstränge aus dem Stamme herbeigeleitet.

3) »Bei der Wanderung der Reserve-Proteïnstoffe spielt bei den Leguminosen das Asparagin eine ausgesprochene Rolle[1]). Zum Nachweis wirft man mässig dünne Schnitte in Alkohol und befördert das Eindringen durch Schwenken. Dies ist indess nur anwendbar, wo Asparagin reichlich; wo spärlich, kann man es dann noch nachweisen, indem man zu den unter Objektträger liegenden Schnitten seitlich absoluten Alkohol zutreten lässt. In diesem Falle schiesst Asparagin um die Schnitte an, im ersten Falle schlägt es sich in den Zellen in Krystallen nieder. Diese sind gut zu erkennen, auch relativ gross und gar nicht zu verwechseln mit anderen Krystallen, welche bei allen Pflanzen, auch wo kein Asparagin vorkommt, beim Behandeln mit Alkohol, namentlich unter Deckglas entstehen, immer sehr klein bleiben und ein ganz anderes Aussehen haben. Diese Krystallchen gehören entschieden verschiedenen Salzen an, unter denen wohl auch salpetersaure sein mögen.

Ein ausgezeichnetes Untersuchungsobjekt ist Lupinus luteus, der den sehr grossen Vortheil bot, dass hier eine analytische Arbeit von Beyer[2]) vorlag, in welcher für zwei Keimungsstadien (das letzte kurz vor Abstreifen der Samenlappen) die organischen Bestandtheile, und speciell das Asparagin, jedesmal für Wurzel, hypocotyles Glied und Cotyledonen bestimmt sind.

Die stickstofffreien Reservestoffe betreffend ist deren Wanderung die bekannte. Zunächst Auftreten von Stärke in hypocotylem Glied und Wurzel, dann Verschwinden dieser, die fast nur in Stärkescheide bleibt, und ausserdem Wanderung als Zucker. Zuerst tritt nun auch Asparagin in hypocotylem Glied und Wurzel, wenn diese etwa 10 Mill. lang sind, auf. Dann vermehrt sich aber, während sich diese strecken, dessen Menge rasch, und nun findet man auch in dem Stiel der Cotyledonen Asparagin, und noch ehe die ergrünenden Samenlappen ihre Samenschalen abstreifen, auch in den Samenlappen, namentlich dem unteren Theil. Hier bleiben die Verhältnisse die gleichen während der ganzen Entleerung der Reserve-Proteïnstoffe. In dem Stiel der Cotyledonen ist nun das Asparagin massenhaft, wohl nahezu eine gesättigte Lösung (1 Th. löst sich in 58 Th. HO bei 13°C.) zu finden, ebenso im hypocotylen Glied und, wenn das Stämmchen zu wachsen beginnt, auch in diesem. Das Asparagin erstreckt sich gegen die Vegetationspunkte von Wurzel und Stämmchen etwa genau so weit wie Zucker, wie dieser zuletzt spärlicher werdend. Im hypocotylen Gliede fehlt es

1) Das Folgende nach einer brieflichen Mittheilung von Dr. Pfeffer: vergl. § 8 im ersten Buch.

2) Landwirth. Versuchsstat. Bd. IX.

em Mark, indem es im Stämmchen ebenso reichlich als im Rindengewebe ist, den Gefäss-
ündelelementen fehlt es überall. Auch erstreckt sich das Asparagin in die Blattstiele
ıgendlicher Blätter bis an die Basis der sich entfaltenden Fiederblättchen, ebenso in die
eitenwurzeln. So lange Asparagin aus Proteïnstoffen in den Samenlappen sich bildet, so
ınge ist es auch in der Pflanze in der angegebenen Vertheilung nachzuweisen. Wenn aber
ie Entleerung der Samenlappen vollendet, verschwindet auch das Asparagin, dies geschieht
ber erst, wenn Lup. lut. mehrere Laubblätter vollständig entfaltete.

Ganz analog verhält sich Tetragonolobus purpureus und Medicago tuberculata; bei Vicia
ıtiva und Pisum sativum kann man das Asparagin nicht in den Cotyledonen selbst sicher
achweisen, wenigstens nur an deren Basis, meist aber im Stiele der Samenlappen u. s. w.,
bgleich diese Pflanzen entschieden weniger Asparagin bilden als Lupin. luteus. Da ausser-
em chemische Analysen für eine ganze Anzahl anderer Leguminosen die massenhafte
ildung des Asparagins beim Keimen constatirten, so kann man also wohl ruhig die Bedeu-
ıng des Asparagins als Translationsform für Proteïnstoffe als allen Papilionaceen zukommend
ısehen. Es finden sich übrigens auch hier in den dünnwandigen gestreckten Zellen der
efässbündel Proteïnstoffe, und es ist wohl möglich, dass auch auf diese Weise gleichzeitig
roteïnstoffe wandern. Dass Asparagin aus Proteïnstoffen entstehen muss, ist ja selbstver-
ändlich, weil der absolute Stickstoffgehalt beim Keimen gleich bleibt und Proteïnstoffe
llen oder so gut wie allen Stickstoff im Samen in Anspruch nehmen.

Ueber den Einfluss von Verfinsterung auf Asparaganbildung finden sich polar entgegen-
tehende Angaben vor (Piria. Pasteur). Thatsächlich ist nur, dass das Licht auf die Ent-
tehung des Asparagins gar keinen Einfluss ausübt, wohl aber auf dessen Regeneratien zu
roteïnstoffen, desshalb häuft sich Asparagin an im Dunklen keimender Pflanzen und ist
ach vorhanden, wenn sie absterben. Doch muss der Einfluss des Lichtes nur ein indirekter
ein, dies zeigt der Umstand, dass bei Tropaeolum Asparagin im Dunklen vorübergehend in
en ersten Keimungsstadien auftritt und wieder verschwindet, auch scheint bei den Legu-
ninosen zunächst Asparagin regenerirt zu werden. Die Sache erklärt sich nun auch ganz
infach.

Folgende Zahlen zeigen die proc. Zusammensetzung des Asparagins und die des Le-
umins auf 21,2 N, den Procentinhalt im Asparagin berechnet:

Legumin.	Asparagin.
C = 64,9	C = 36,4
H = 8,8	H = 6,1
N = 21,2	N = 21,2
O = 30,6	O = 36,4

Man sieht sofort, dass bei Entstehung des Asparagins aus Legumin eine grosse Menge
Kohlenstoff disponibel wird. Wie das näher zugeht, sei dahin gestellt, ebenso wie
die Kohlenstoffaufnahme bei Regeneration von Proteïnstoffen (ihre Zusammensetzung
variirt nicht viel, doch dürfte nicht wieder Legumin, sondern Albumin gebildet werden, da
Legumin in sich entwickelnden Pflanzen allmählich fast ganz verschwindet). Wenn aber
nun die im Dunkeln vegetirende Pflanze ihre stickstofffreie Reservenahrung, auch den ab-
gespaltenen Kohlenstoff + H allmählich aufbraucht, so fehlt das Material zur Regeneration
der Proteïnstoffe aus Asparagin, das im Licht durch Assimilation geschaffen wird. Damit
erklärt sich auch, warum bei Tropaeolum, wo Asparagin nur im ersten Keimungsstadium
auftritt, dessen völliges Verschwinden im Dunklen möglich ist.

Bei Tropaeolum ist die Asparaginbildung aber nur mässig, und zudem verschwunden,
he die Reservestoffbehälter entleert sind, jedenfalls spielt also das Asparagin höchstens
ine beiläufige Rolle, das gilt auch für Silybum Marianum, Helianthus tuberosus und Zea
Mais. Hingegen konnte ich bei Ricinus gar kein Asparagin finden (im Dunklen als im Licht)
nd Deseignes und Chantard suchten in den im Dunklen gekeimten Samen von Kürbis,
uchweizen und Hafer vergebens nach Asparagin. Seine physiologische Bedeutung bleibt also
uf die Leguminosen einstweilen beschränkt, und hier nur auf die Entleerung der Reserve-

proteïnstoffe, da bei dem Blühen dieser Pflanze überhaupt Asparagin fehlt (Paste
Auch bildet sich beim Austreiben von Seitenknospen bei Leguminosen so wenig
anderen darauf untersuchten Pflanzen Asparagin. Hartig behauptet ein solches al
meines Vorkommen von Asparagin (Gleis, der damit jedenfalls identisch), ich gla
dass ihm die oben genannten Kryställchen vorgelegen und dieselben von ihm mit wirklic
Asparagin verwechselt wurden. Beweise für die physiologische Bedeutung des Aspara
hat übrigens Hartig nicht beigebracht.

Uebrigens ist Asparagin in Blättern, Stengeln u. s. w. mancher Pflanzen nachgewi
(vergl. Husemann, Pflanzenstoffe), das Vorkommen in den unterirdisch perennire
Theilen von Stigmaphyllon jatrophaefolium macht fast den Eindruck, als ob es hier
Reservestoff sei. Seine physiologische Bedeutung ist indess nur bei den Leguminosen
klar in die Augen springende.« (Pfeffer).

Die Aufnahme assimilirter Stoffe in die Pflanze von aussen her findet
Keimpflanzen, deren Reservestoffe im Endosperm enthalten sind, bei Parasite
und den chlorophyllfreien Humusbewohnern statt. — Die Keimpflanzen, in di
Beziehung am besten bekannt, zeigen, wie die Reservestoffe des Endosperms
die aufnehmenden Organe (hier fast immer Blattgebilde) übergehen können, o
dass eine wirkliche Verwachsung des Saugorgans mit dem Endosperm vorhanden
sie liegen einander nur dicht an und können leicht, ohne irgend eine Verletz
von einander abgehoben werden (z. B. bei Ricinus Fig. 442). Es ist unzwei
haft, dass die Stoffmetamorphosen im ernährenden Endosperm durch das a
saugende Organ, durch den Keim selbst hervorgerufen werden; das Verhalten
Endosperms der keimenden Dattel, welches von dem zarten Gewebe des zum Co
ledonarblatt gehörenden Saugorgans aufgesogen wird, zeigt deutlich, dass die har
Verdickungsschichten der Endospermzellhäute unter dem Einflusse dieses Org
erst aufgelöst (in Zucker verwandelt) und dann aufgesogen werden; offenbar g
aus dem Saugorgane ein Stoff in das Endosperm hinüber, der diese Metamorph
des Zellstoffs bewirkt. Gleichzeitig werden auch Fett und Eiweissstoffe des En
sperms in den Keim aufgenommen, wo alle leitenden Parenchymtheile mit Zuc
und transitorischer Stärke erfüllt sind, so lange das Endosperm noch nicht g
ausgesogen ist. — Ebenso gehen vielleicht auch bei den Gräsern Stoffe aus d
Keim in das Endosperm über, die dort die Lösung und chemische Metamorph
der Stärke und Eiweissstoffe erst bewirken, bevor diese von dem Scutellum, w
ches nicht in die Höhlung des Endosperms vordringt, aufgesogen werden. Es
jedoch auch denkbar, dass hier im Endosperm selbst Bedingungen vorhand
sind, welche die Lösung der Stärke und des Klebers unabhängig von einer ch
mischen Einwirkung des Keims, bei Zutritt von Wasser vermitteln.

Die Saugwurzeln der Parasiten dringen in das Gewebe der Nährpflanzen e
und verwachsen mit diesen oft auf das innigste; dass auch hier die Anregu
zum Uebertritt der Assimilationsproducte der Nährpflanze in den Parasiten v
diesem selbst ausgeht, ist gewiss nicht zweifelhaft; der Parasit wirkt auf die le
tenden Gewebemassen der Nährpflanze wie eine wachsende Knospe der letzter
selbst; weil er die Stoffe verbraucht und ändert, dringen sie in ihn ein.

1) Chlorophyllreiche Parasiten, wie die Loranthaceen, können selbst assimiliren u
brauchen daher ihrer Nährpflanze nur Wasser und Mineralstoffe zu entziehen. Vergl. Pitra
Bot. Zeitung 1861, p. 63. — Die anscheinend chlorophyllfreien Parasiten (Orobanche) u
Humusbewohner (Neottia) enthalten nach Wiesner (Bot. Zeitg. 1871, No. 37) Spuren v
Chlorophyll, die aber für die Assimilation wohl kaum in Betracht kommen.

Die von dem Saugorgan der Keimpflanzen ausgehende lösende und chemisch verändernde Wirkung auf die Endospermstoffe giebt uns einen Fingerzeig für das Verständniss der Nahrungsaufnahme der chlorophyllfreien Humusbewohner; ihre aufsaugenden Organe bewirken wahrscheinlich erst die Lösung und chemische Umänderung der organischen, verwesenden Bestandtheile des Humus. Ebensowenig, wie man mit Wasser den Zellstoff des Endosperms der Dattel, oder die Stärke des Endosperms der Gräser, oder das Fett des Ricinussamens extrahiren kann, ebensowenig giebt das verwesende Laub, in welchem Monotropa, Epipogum und Corallorrhiza wachsen, seine noch vorhandenen nutzbaren Stoffe an Wasser ab; aber diese Pflanzen ernähren sich dennoch von diesen Stoffen. Auffallend und merkwürdig ist dabei der Umstand, dass die Wurzeln der chlorophyllfreien Humuspflanzen eine so geringe Zahl und Länge erreichen, wie bei Neottia, oder ganz fehlen, wie bei den zwei letztgenannten; diese Pflanzen wachsen bis zum Aufblühen in dem ernährenden Substrat verborgen und mögen mit ihrer ganzen Oberfläche auf die Umgebung wirken; auch sei hier darauf hingewiesen, dass bei den Keimpflanzen die aufsaugende Fläche eine in Anbetracht der grossen Leistung sehr geringe ist, und so ist es auch bei den Saugwurzeln der Cuscuta, Orobanche u. a.

§ 6. Die Athmung der Pflanzen[1]) besteht, wie bei den Thieren, in der beständigen Aufnahme von athmosphärischem Sauerstoff in die Gewebe, wo derselbe Oxydationen und in deren Folge noch andere chemische Veränderungen der assimilirten Stoffe bewirkt; Bildung und Aushauchung von Kohlensäure, deren Kohlenstoff aus der Zersetzung organischer Verbindungen herrührt, wird dabei jederzeit beobachtet, die Erzeugung von Wasser auf Kosten der organischen Substanz in Folge des Athmungsprocesses wird aus der Vergleichung der Elementaranalysen ungekeimter und keimender Samen gefolgert. — Vegetationsversuche zeigen, dass das Wachsthum und der damit nothwendig verbundene Stoffwechsel in den Geweben nur so lange stattfindet, als Sauerstoffgas von aussen her in die Pflanze eindringen kann; in einer sauerstofffreien Atmosphäre findet kein Wachsthum statt, und wenn die Pflanze längere Zeit in einem solchen Raume verweilt, so stirbt sie endlich ab. Je energischer das Wachsthum und die chemischen Veränderungen in den Geweben sind, desto mehr Sauerstoff wird aufgenommen, desto mehr Kohlensäure ausgehaucht; daher sind es vorzugsweise die rasch keimenden Samen, die sich entfaltenden Blatt- und Blüthenknospen, an denen eine energische Athmung beobachtet wird; sie verbrauchen in kurzer Zeit das Mehrfache ihres Volumens an Sauerstoff zur Kohlensäurebildung; aber auch alle anderen Organe, alle einzelnen Zellen athmen beständig in dieser Weise, und nicht blos die mit dem Wachsthum zusammenhängenden chemischen Veränderungen sind von der Gegenwart freien Sauerstoffs in den Geweben abhängig, sondern auch die Bewegungen des Protoplasmas hören in einer dieses Gases beraubten Umgebung auf und die Fähigkeit der periodisch beweglichen und der

---

1) Die speciellen Nachweisungen für alles hier Gesagte siehe in meinem Handbuche der Experimental-Physiologie IX: Die Wirkungen des atmosphärischen Sauerstoffs. — Von neueren Arbeiten sei hervorgehoben: Borščow, über das Verh. der Pfl. im Stickoxydalgase (Mélanges biologiques tirés du bullet. de l'Acad. imp. des sc. nat. de St. Petersbourg. T. VI. 1867), ferner Wiesner, Wiener Akademie, Sitzungsber. Bd. 68, 1871 f.

reizbaren Organe, sich zu bewegen, verschwindet, wenn ihnen das Sauerstoffgas entzogen wird, geschieht diess nur für kürzere Zeit, so kehrt die Beweglichkeit nach abermaligem Zutritt des Sauerstoffs zurück.

Die Athmung der Pflanzen ist wie die der Thiere mit einem Verlust an assimilirter Substanz verbunden, der bei assimilirenden Pflanzen allerdings viel geringer ist, als der Gewinn an solcher durch die Thätigkeit der chlorophyllhaltigen Zellen am Licht; wenn aber, wie bei der Keimung der Samen, ein energisches Wachsthum mit ausgiebiger Athmung verbunden ist, ohne dass gleichzeitig neue Assimilationsproducte den Verlust ersetzen, so kann der letztere sehr bemerklich werden, die wachsende Pflanze wird leichter; im Finstern keimende Samen können auf diese Weise fast die Hälfte ihres Trockengewichts verlieren, und es scheint, dass dieser Verlust ausschliesslich durch Zersetzung der stickstofffreien Reservestoffe, durch Verbrennung derselben zu Kohlensäure und Wasser bewirkt wird. Besteht übrigens die stickstofffreie Reservenahrung aus fettem Oel, also aus sehr sauerstoffarmer Substanz, so verbleibt ein Theil des eingeathmeten Sauerstoffs in der keimenden Pflanze, indem sich auf Kosten des Fettes die sauerstoffreicheren Kohlehydrate, Stärke und Zucker bilden.

Der mit der Athmung verbundene Verlust an assimilirter Substanz müsste zwecklos erscheinen, wenn es überhaupt nur auf eine Anhäufung der Assimilationsproducte ankäme; allein diese selbst werden ja nur für die Zwecke des Wachsthums und aller Lebensveränderungen erzeugt; das ganze Leben der Pflanze besteht in complicirten Bewegungen der Moleküle und Atome, und die zu diesen Bewegungen nöthigen Kräfte werden durch die Athmung frei gemacht; indem der Sauerstoff einen Theil der assimilirten Substanz zersetzt, werden weiter gehende chemische Veränderungen in dem übrigen Theile eingeleitet, die ihrerseits zu Diffusionsströmungen Anlass geben, diese bewirken das Zusammentreffen solcher Stoffe, die wieder chemisch auf einander einwirken u. s. w. Ganz augenfällig macht sich die Abhängigkeit der Bewegungen von der Athmung an dem Protoplasma und den beweglichen Blättern geltend, die, wie erwähnt, ihre Beweglichkeit verlieren, wenn ihnen der Sauerstoff entzogen ist. Diese Erwägungen führen zu dem Schluss, dass die Athmung für die Pflanze wesentlich dieselbe Bedeutung hat, wie für das Thier, durch sie wird beständig das chemische Gleichgewicht der Stoffe gestört und die innere Bewegung erhalten, die das Wesen des Lebens ausmacht; die Athmung ist zwar eine Quelle des Verlustes an Substanz, aber sie ist dafür auch die beständige Quelle, aus welcher die zu den inneren Bewegung nöthigen Kräfte fliessen.

Die Verbindung des eingeathmeten Sauerstoffs mit einem Theil des Kohlenstoffs der assimilirten Substanz zu Kohlensäure ist wie jede Verbrennung mit Erzeugung eines entsprechenden Wärmequantums verbunden, was aber nur selten zu einer wahrnehmbaren Temperaturerhöhung der Gewebemassen führt, weil die Athmung und somit die Wärmebildung im Allgemeinen nicht sehr ausgiebig, die Abkühlung (der Wärmeverlust) bei der Pflenze aber sehr begünstigt ist. Auch in dieser Beziehung lassen sich die Pflanzen mit dem kaltblütigen Thieren vergleichen. -- Wenn in den Zellen durch den Athmungsprocess ein Wärmequantum frei wird, so vertheilt es sich zunächst auf die grosse Wassermasse, welche die Zelle und das benachbarte Gewebe durchtränkt; ist es eine Wasserpflanze, so wird jeder kleinste Temperaturüberschuss sofort von dem umgebenden Wasser ausgeglichen,

; es eine Landpflanze, so wirkt die Verdunstung an den oberirdischen Theilen ırk abkühlend, ganz ungerechnet die Wirkung der Wärmeausstrahlung, die ırch die grosse Flächenentwickelung der meisten Pflanzen, durch die Behaarung sonders begünstigt wird; bei diesen Ursachen starken Wärmeverlustes kann es cht auffallen, dass die in der Luft ausgebreiteten Pflanzentheile sogar kälter ıd als diese, obgleich ihre Athmung beständig kleine Wärmemengen erzeugt. erden die Ursachen des Wärmeverlustes beseitigt, so gelingt es aber, die mit r Athmung verbundene Temperaturerhöhung mit dem Thermometer zu beobhten; es geshieht diess schon durch Zusammenhäufung rasch wachsender und ımendender Keimpflanzen, wie die bedeutende Erwärmung der Gerstenkeime i der Malzbereitung zeigt, die auch für andere keimende Samen, Knollen und riebeln nachgewiesen wurde; schwieriger ist dieser Nachweis bei den mit grün Blättern versehenen Pflanzen.

Bei manchen Blüthen und Inflorescenzen ist die Bildung von Kohlensäure ter Einathmung von Sauerstoff sehr energisch, zugleich durch geringere Flächendung der Organe und schützende Hüllen die Ausstrahlung der erzeugten Wärme rmindert, und in solchen Fällen werden dann sehr namhafte Temperaturhöhungen der Gewebemassen beobachtet; so vor Allem am Spadix der Aroideen r Zeit der Befruchtung, der (zumal bei warmer Luft) einen Temperaturüberıuss von 4—5 °C., oft selbst von 10 °C. und mehr erkennen lässt; auch an n Einzelblüthen von Cucurbita, Bignonia radicans, Victoria regia u. a. sind nder beträchtliche Selbsterwärmungen beobachtet worden.

In den wenigen Fällen, wo bis jetzt Lichtentwickelung (Phosphorescenz) an ıenden Pflanzen beobachtet wurde, hängt auch diese Erscheinung von der uerstoffathmung ab; für Agaricus olearius (in der Provence) wurde diess von bre bestimmt nachgewiesen; dieser Pilz leuchtet nur, so lange er lebt, und hört ort zu leuchten auf, wenn ihm der Sauerstoff entzogen wird; die Athmung ist ch hier eine sehr ausgiebige. Ausser dem genannten Pilz sind noch Agaricus ıeus (Amboina), A. noctilucens (Manilla) A. Gardneri (Brasilien) und die Rhizoırphen als selbstleuchtend bekannt; die Angaben über das Leuchten verschiener Blüthen sind von höchst zweifelhaftem Werth.

Zur Beobachtung der Kohlensäurebildung und Selbsterwärmung keimender Samen und sich entwickelnder Blüthenknospen kann der in meinem Handbuch der Exp.-Phys. p. 271 dargestellte Apparat in geeigneten Modificationen leicht verwendet werden. — Zur Demonstration vor einem Auditorium eignet sich auch folgendes Verfahren: man füllt das untere Drittel eines Glascylinders von 2 Liter Capacität mit eingequellten Erbsen oder anderen Samen, oder mit in Entfaltung begriffenen Blüthen (z. B. kleineren Blüthenköpfen von Compositen, wie Matricaria, Pyrethrum) und schliesst mit dem gut eingeschliffenen Glasstopfen. Oeffnet man nach mehreren Stunden vorsichtig und senkt man ein Stück brennender Kerze in den Luftraum des Cylinders, so erlischt sie sofort, als ob man das Glas mit Kohlensäure gefüllt hätte.

Um die Wärmeentwickelung auch bei kleinen Samenquantitäten und selbst an einzelnen grösseren Blüthen zu beobachten, verwende ich den in Fig. 443 dargestellten Apparat in verschiedenen Modificationen. Die Flasche *f* enthält eine starke Kali- oder Natronlösung *l*, welche die von den Pflanzen entbundene Kohlensäure absorbirt. In der Oeffnung der Flasche steckt ein Trichter *r*, über dessen Rohr ein kleines mit der Nadel durchlöchertes Filter liegt. Der Trichter wird mit eingequellten Samen oder mit in Entfaltung begriffenen, abgeschnittenen Blüthenknospen gefüllt und nun eine Glasglocke *g* übergestülpt, durch

deren Tubulus ein in Zehntelgrade getheiltes Thermometer *t* so eingelassen wird, Kugel allseitig von den Pflanzen umgeben ist. Ein lockerer Baumwollenbausch *w* den Tubulus. Zur Vergleichung der Temperatur wird ein gleicher Apparat dicht gestellt, wo aber die Samen oder Blüthen je nach Umständen durch feuchte Papi durch grüne Blätter oder durch nichts ersetzt sind. Es ist zweckmässig, beide unter einen grossen Glaskäfig zu stellen, um die la Temperaturschwankungen der Zimmerluft noch mel schwächen. — Durch die unvollständigen Verschlüsse Zutritt frischer, sauerstoffhaltiger Luft zu den Pflan: beeinträchtigt, die Athmung also dauernd unterhalten, genügt die Zusammenstellung, um den Wärmeverlu Strahlung und Verdunstung auf ein Minimum zu re Die Thermometer der beiden Apparate, vorher ve werden oft abgelesen, um die Temperaturschwankun nen zu lernen. Sind die Kugeln hinreichend klein, man die Wärmebildung auch an einzelnen Blüthen im beobachten. Um die Verdunstung und die Wärme: noch mehr zu mässigen, ist es zweckmässig, vor dei stülpen der Glocke *g* den Trichter mit einem durc Glasdeckel zu bedecken, durch deren Oeffnung man Thermometer einschiebt.

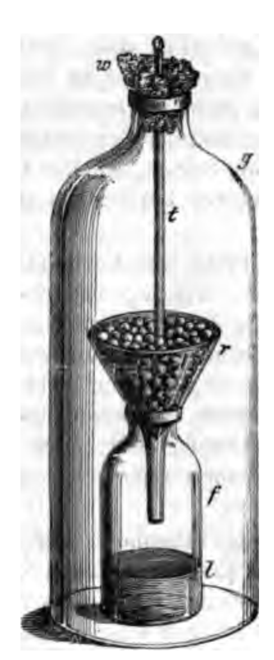


Fig. 443. Apparat zur Beobachtung der Selbsterwärmung keimender Samen und der Blüthen.

Mit dieser Einrichtung gelingt es (bei günstiger Veg temperatur), bei 100—200 Erbsen eine Selbsterwärn 1,5° C. zu beobachten, während die Wurzeln derse entwickeln; die Antheren einer Kürbisblüthe erwär ziemlich grosses Thermometer, dessen Kugel sie nur Seite berührte, um 0,8° C.; ein einzelner Blüthenl Onopordon Acanthium ergab eine Selbsterwärmung 0,72° C.; die Staubfäden einer einzelnen Blüthe vo phaea stellata erhöhten die Scala des Thermometers 0,6° C. Zahlreiche Blüthenknospen von Anthemis chr um die Thermometerkugel gehäuft, erwärmten sich Entfaltung um 1,6° C.

Es versteht sich von selbst, dass man die Blüthen nicht etwa aus dem Garten men sofort zu Beobachtungen verwendet, sondern erst dann, wenn ihre Temper der des Zimmers sich nach mehreren Stunden ausgeglichen hat. (Ausführlichere ich anderwärts mittheilen).

Drittes Kapitel.

Allgemeine Lebensbedingungen der Pflanzen.

§ 8. Die Abhängigkeit der Vegetation von den Wärm ständen[1]) kann in wissenschaftlicher Weise nur dann erkannt werden, man die Einwirkungen bestimmter und verschiedener Temperaturgrade a

Speciellere Nachweisungen vergleiche in meinem Handbuche der Experi p. 48 ff.

einzelnen Lebenserscheinungen der Pflanzen, auf die einzelnen Vorgänge der Assimilation und des Stoffwechsels, der Diffusionen, des Wachsthums, der Aenderungen des Turgors und der Gewebespannung, der Protoplasmabewegungen und der Krümmungen reizbarer und periodisch beweglicher Organe u. s. w. untersucht.

Die Feststellung der darauf bezüglichen Thatsachen hängt aber davon ab, dass man in jedem gegebenen Falle die Temperatur der Pflanze, oder besser des fraglichen Pflanzentheils, in welchem der zu untersuchende Process verläuft, wirklich kennt, was häufig mit grossen Schwierigkeiten verbunden, zuweilen kaum möglich ist. — Abgesehen von den meist unerheblichen Temperaturveränderungen, welche durch die Athmung im Innern der Pflanze veranlasst werden, hängt nämlich die Temperatur jeder Zelle von ihrer Lage in der Gewebemasse und den Temperaturschwankungen der Umgebung ab; zwischen dieser und der Pflanze selbst findet ein beständiger Wärmeaustausch durch Leitung und Strahlung statt, welcher ganz wesentlich die Temperatur eines Pflanzentheils zu einer gegebenen Zeit bedingt.

Bezüglich der Wärmeleitung ist nun zunächst hervorzuheben, dass alle Pflanzentheile schlechte Leiter sind, die Temperaturdifferenzen zwischen ihnen und der sie berührenden Luft, Erde oder dem Wasser gleichen sich auf diese Weise nur langsam aus; ferner ist die Leitungsfähigkeit nach verschiedenen Richtungen wahrscheinlich immer verschieden, sie verhält sich z. B. in der Längs- und Querrichtung des trockenen Holzes wie 1,25 : 1 bei Acacie, Buxbaum, Cypresse, wie 1,8 : 1 bei Linde, Erle, Kiefer.

Die Wärmestrahlung ist dafür bei den meisten Pflanzentheilen eine sehr ausgiebige und rasch wirkende Ursache der Temperaturänderungen, die vorzugsweise dahin gerichtet sind, Unterschiede im Wärmezustand der Pflanze und ihrer Umgebung hervorzurufen, besonders dann, wenn die Pflanzentheile bei geringer Masse eine grosse und haarige Oberfläche besitzen, wie viele Blätter und Internodien. Es ist hierbei zu beachten, dass das Emissionsvermögen eines Körpers seinem Absorbtionsvermögen für Wärmestrahlen gleich ist, dass die Strahlung nicht bloss von der Temperatur, sondern auch der Diathermanität des umgebenden Mediums abhängt.

Bei den oberirdischen in Luft befindlichen Pflanzentheilen kommt zu diesen Ursachen noch die Verdunstung des Vegetationswassers als energisch wirkende Ursache der Abkühlung hinzu, insofern das verdunstende Wasser die dazu nöthige Wärmemenge der Pflanze selbst entzieht und sie somit kälter macht.

Diese Verhältnisse, deren speciellere Darstellung uns hier zu weit führen würde, müssen bei Untersuchungen über den Einfluss der Temperatur auf einzelne Vegetationsprocesse immer in erster Linie berücksichtigt werden. Im Allgemeinen darf man annehmen, dass unter ihrem gemeinsamen Einflusse die kleinen Wasserpflanzen und unterirdischen Pflanzentheile gewöhnlich ungefähr dieselbe Temperatur haben, wie das sie umgebende Medium, wenn die Temperatur in diesem selbst nicht zu sehr schwankt; dass dagegen Blätter und dünne Stengeltheile in freier Luft meist kälter sind als diese, während massive Stämme von Holzpflanzen vermöge ihrer langsamen Wärmeleitung bald wärmer, bald kälter als diese sein können. Wie bedeutend sich flächenreiche Pflanzentheile durch Wärmestrahlung unter die Temperatur der Luft abkühlen können, zeigt die Thatsache, dass in hellen Nächten ein in den Rasen einer der Ausstrahlung ausgesetz-

ten Wiese gehängtes Thermometer mehrere Grade weniger zeigt, als in der darüber befindlichen Luft; hat die letztere nur wenige Grade über 0°, so kann auf diese Weise die Belaubung einer Pflanze unter 0° sinken und der Gefahr des Erfrierens ausgesetzt werden. Die Thaubildung in Sommernächten und der Reif, der sich zumal im Spätherbst in so grosser Masse auf Pflanzen absetzt, zeigen die Wirkung der Abkühlung durch Ausstrahlung auffallend genug. — Sehr verwickelt wird aber das Verhältniss der Temperatur der Pflanze zu der der Umgebung, wenn es sich um massive Gebilde, wie dickere Baumstämme, handelt, weil hier die Längsleitung im Holz, die davon verschiedene Querleitung und andere Verhältnisse mit der Wirkung der Ausstrahlung und Strahlenabsorption durch die Rinde zusammenwirken; im Allgemeinen ist, wie aus den schönen Untersuchungen von Krutzsch hervorgeht, der Baumstamm während des Tages kälter, Abends und in der Nacht aber wärmer als die umgebende Luft.

Ueber die Volumenänderungen der Gewebemassen und einzelner Zellentheile bei schwankender Temperatur ist nur bezüglich des trockenen Holzes Einiges sicher bekannt. Die von Caspary als Wärme-Ausdehnungscoëfficienten des Holzes bezeichneten Zahlen beruhen auf unzulässigen Beobachtungen und völligem Missverstehen der Vorgänge in den beobachteten Objecten [1]; wenn bei Temperaturen tief unter 0° Krümmungen an Blattstielen und Baumästen eintreten, so ist das natürlich nicht allein (wenn überhaupt) Folge verschiedener Wärmeausdehnungscoëfficienten verschiedener Gewebeschichten, sondern zunächst und vorwiegend Folge des Umstandes, dass das Vegetationswasser gefriert, die Zellhäute wasserärmer werden und demnach sich zusammenziehen, je nach ihrem Imbibitions- und Verholzungszustand mehr oder weniger; die Erscheinung beruht also zunächst auf der Aenderung der Quellungszustände und des Turgors bei verschiedener Temperatur (vergl. den Schluss dieses Paragraphen). Die Ausdehnungscoëfficienten trockener Hölzer hat Villari (Poggend. Ann. 1868, Bd. 133, p. 412) sorgfältig gemessen: gleich der Ausdehnung durch Imbibition, ist auch die durch Erwärmung in der Richtung der Fasern viel geringer als in radialer Richtung (quer zu dem Fasern), nur mit dem Unterschied, dass die Quellungscoëfficienten nach Hunderteln (in radialer) und Tausendteln (in longitudinaler Richtung) der Längeneinheit rechnen, die Wärmeausdehnungscoëfficienten dagegen nach Hunderttausendteln und Millionteln, so dass die Dimmensionsänderungen trockenen Holzes in der Längs- und Querrichtung durch Temperaturschwankungen ungefähr tausendmal kleiner sind als die des trockenen Holzes, wenn es durch Wasseraufnahme quillt. So ist z. B. nach Villari bei Temperaturen zwischen 2°—31°

bei:	Wärmeausdehnungscoëfficient für 1° in radialer Richtung	in der Längsrichtung	Verhältniss
Buxus	0,0000614	0,00000257	25 : 1
Tanne	0,0000584	0,00000371	16 : 1
Eiche	0,0000544	0,00000492	12 : 1
Pappel	0,0000365	0,00000385	9 : 1
Ahorn	0,0000484	0,00000638	8 : 1
Fichte	0,0000341	0,00000511	6 : 1

1) The international horticultural Exhibition and botanical congress held in London 1866. p. 116.

Da diese Zahlen nur für trockene Hölzer gelten, das Holz aber als Bestand-eil der lebenden Pflanze nur im durchtränkten Zustand in Betracht kommt, so den sie zwar keine unmittelbare Anwendung bei Erklärung der durch Tempe-turänderungen hervorgerufenen physiologischen Erscheinungen, sind aber in-fern von grossem Interesse, als sie uns einen Einblick in die Molecularstructur s Holzes, zumal in seine Elasticität nach verschiedenen Richtungen hin gestatten.

Mehr ist über den Einflusss verschiedener Temperaturgrade auf die Lebens-scheinungen der Pflanzen bekannt; es ist in dieser Beziehung zunächst die chtige Thatsache hervorzuheben, dass jede Function in bestimmte Temperatur-enzen eingeschlossen ist, innerhalb deren sie allein stattfindet; d. h. jede unction tritt erst dann ein, wenn die Temperatur der Pflanze er des betreffenden Pflanzentheils einen bestimmten Grad über m Gefrierpunkt der Säfte erreicht, und sie hört auf, wenn eine stimmte höchste Temperatur eintritt, die, wie es scheint, nie-als dauernd über 50 °C. betragen darf[1], so dass das Pflanzenleben, h. der Verlauf der Vegetationsprocesse zwischen die Grenzwerthe 0° und 50 °C. Allgemeinen eingeschlossen zu sein scheint; dabei ist aber zu beachten, dass ichnamige Functionen bei verschiedenen Pflanzen sehr verschiedene Grenz-erthe zwischen 0° und 50° C. haben können, und dass dasselbe für verschie-ne Functionen derselben Pflanze gilt. Einige Beispiele mögen diess erläutern.

Da die Zellsäfte als wässrige, oft recht concentrirte Lösungen bei 0° noch nicht gefrieren brauchen, so ist es immerhin denkbar, dass einzelne Wachsthums-rgänge bei dieser Temperatur der Umgebung stattfinden können, obwohl die atsachen selbst noch nicht hinreichend festgestellt sind. Dr. Uloth (Flora 1871 . 12) beobachtete die merkwürdige Thatsache, dass Samen von Acer platonoi-s und Triticum zwischen die Eisstücke eines Eiskellers gefallen, daselbst ge-imt und ihre Wurzeln zahlreich und mehrere Zoll tief in spaltenfreie Eisstücke neingetrieben hatten. Aus dieser Wahrnehmung folgert Uloth, dass die genann-n Samen schon bei 0° oder selbst unter 0° keimen, und dass das Eindringen der urzeln in Eis durch die Wärmeentwickelung im Samen und durch den Druck er wachsenden Wurzeln vermittelt werde. Indessen liese sich die Thatsache ach anders erklären; das Eis war offenbar von wärmeren Körpern (den Wänden es Kellers u. dgl.) umgeben, die ihm Wärmestrahlen zusenden. Nun ist es ne bekannte Thatsache, das Wärmestrahlen, wenn sie im Inneren eines Eis-ückes auf Luftblasen oder auf feste eingefrorne Körper treffen, diese erwärmen nd das umliegende Eis im Inneren zum Schmelzen bringen. Auf diese Weise onnten die Samen nicht nur, sondern auch die Wurzeln durch Wärmestrah-ng, die das Eis durchsetzt, erwärmt werden und so das sie berührende Eis hmelzen; über die wahre Temperatur der Keimpflanzen bei dieser Gelegenheit t also nichts Sicheres bekannt. — Die Angaben verschiedener Beobachter über ie höchste Temperatur des Wassers, in welchem noch manche niedere Algen achsen, weichen unter einander sehr ab, und vielleicht ist Regel's Angabe. onach das Wasser unter 40 °C. warm sein muss, wenn Pflanzen darin wachsen llen, die wahrscheinlichste; ich habe mich davon überzeugt, dass sehr verschie-ene Pflanzen einen Aufenthalt von nur 10 Minuten im Wasser von 45—46 °C.

1) Sachs: Ueber die obere Temperaturgrenze der Vegetation. Flora 1864, p. 5.

mit dem Leben bezahlen, während in Luft befindliche Phanerogamen 48° bis 49° C. längere Zeit ertrugen, bei 51° C. aber schon nach 10 bis 30 Minuten ihre Lebensfähigkeit verloren (wobei natürlich eine etwaige Beschädigung durch Austrocknung vermieden wurde) [1]. Ueber hohe Temperaturen, welche Pilzsporen ertragen können, ohne ihre Keimfähigkeit zu verlieren, lagen bisher sehr differirende, zum Theil ganz unglaubliche Angaben vor, wonach selbst Temperaturen von mehr als 100° C., selbst bis 200° C unschädlich sein sollten. Aus 94 Versuchen, welche mit allen Vorsichtsmassregeln [2] von Tarnowsky ausgeführt worden, ergiebt sich jedoch, dass die Sporen von Penicillium glaucum und Rhizopus nigricans in Luft 1—2 Stunden auf 70—80° C. erwärmt nur noch sehr selten keimen, während 82—84° C. durchaus tödlich wirken. Die in geeigneter Nährflüssigkeit erwärmten Sporen jedoch verlieren ihre Keimfähigkeit schon bei 54—55° C. vollständig (Ausführlicher darüber im 3. Heft der Arbeiten des botan. Institut in Würzburg).

Das Wachsthum der Keimtheile auf Kosten der Reservestoffe beginnt nach meinen Untersuchungen [3] bei Weizen und Gerste schon unterhalb 5° C., bei Phaseolus multiflorus und Zea Mais mit 9,4° C., bei Cucurbita Pepo mit 13,7° C. Sind aber die Reservestoffe des Samens verbraucht, so muss, wie es scheint, immer eine höhere Temperatur eintreten, damit das Wachsthum auf Kosten neu assimilirter Substanz fortgesetzt werde. Die höchsten von mir beobachteten Keimungstemperaturen lagen für Phaseolus multiflorus, Zea Mais, Cucurbita Pepo bei ungefähr 42° C. für Weizen, Gerste, Erbsen bei ungefähr 37—38° C.

Die niedrigste Temperatur für das Ergrünen der Chlorophyllkörner liegt für Phaseolus multiflorus und Zea Mais bestimmt oberhalb 6° C. und wahrscheinlich unter 15° C., bei Brassica Napus oberhalb 6° C., bei Pinus Pinea zwischen 7° und 11° C. Die höchstmögliche Temperatur für das Ergrünen der schon vorhandenen (noch gelben) Blätter liegt für die erstgenannten Pflanzen oberhalb 33° C., für Allium Cepa oberhalb 36° C.

Die Sauerstoffabscheidung und dem entsprechend die Assimilation soll bei Potamogeton in Wasser zwischen 10 und 15° C. nach Cloëz und Gratiolet beginnen, bei Vallisneria oberhalb 6° C. Bei vielen Moosen, Algen und Flechten mag die Assimilation vielleicht auch schon bei niedrigeren Temperaturen stattfinden; nach Boussingault (Comptes rend. Bd. 68, p. 410) wird von den Blättern der Lärche schon bei 0,5 bis 2,5° C., denen der Wiesengräser bei 1,5—3,5° C. Kohlensäure zersetzt. Eine obere Temperaturgrenze für diese Function ist nicht bekannt.

Die Reizbarkeit und periodische Bewegung der Mimosenblätter tritt erst ein, wenn die Temperatur der umgebenden Luft 15° C. übersteigt; die periodischen Schwingungen der seitlichen Blättchen von Hedysarum gyrans finden erst bei

---

1) Hugo de Vries (Matériaux pour la connaissance de l'infl. de la Temp. in Archives Néerlandaises. T. V. 1870) kam durch zahlreiche Versuche an kryptogamischen wie phan. Wasser- und Landpflanzen zu denselben Resultaten.

2) Zu diesen gehört vor Allem ein sicherer Schutz vor solchen Sporen, die nach der stattgehabten Erwärmung in den Beobachtungsapparat sich einschleichen.

3) Sachs: Abhängigkeit der Keimung von der Temperatur. Jahrb. f. wiss. Bot. II, 33[illegible] 0). — A. De Candolle in Bibliotheque universelle de Genève 1865. T. XXIV, p. 243 ff. — [illegible]en: »Wärme und Pflanzenwachsthum«, eine Dissertation. Moskau 1870. — Man vergl. [illegible]ens weiter unten Cap. IV.

emperaturen über 22° C. statt. Die obere Temperaturgrenze für die Reizbarkeit ler Mimosenblätter hängt von der Dauer der Erwärmung ab, in Luft von 40° C. erden sie binnen einer Stunde, in solcher von 45° C. binnen einer halben tunde, in solcher von 40—50 C. binnen wenigen Minuten starr, können dann ber bei sinkender Temperatur wieder reizbar werden; dagegen bewirken 52° C. auernde Unbeweglichkeit und den Tod.

Die untere Temperaturgrenze für die Beweglichkeit des strömenden Protolasmas von Nitella syncarpa liegt nach Nägeli bei 0°, dagegen für das der Haare on Cucurbita nach meinen Beobachtungen bei einer Lufttemperatur von 10 bis 1° C. — Die obere Temperaturgrenze für die Protoplasmaströmungen liegt bei itella syncarpa nach Nägeli bei 37° C., bei den Haaren von Cucurbita steht die trömung, wenn sie in Wasser von 46—47° C. getaucht sind, binnen zwei Minuen still, in Wasser von 47—48° C. binnen einer Minute; in Luft können diese laare zehn Minuten lang 49—50,5° C. ertragen, ohne dass die Strömung aufört; die in den Filamenthaaren von Tradescantia hört in Luft von 49° C. binnen rei Minuten auf, um bei niedriger Temperatur wieder zu beginnen.

Auch die Wasseraufnahme durch die Wurzeln hängt von bestimmten Temperaturgrenzen ab; so fand ich, dass die Wurzeln von Tabak und Kürbis aus einem feuchten Boden von 3 bis 5° C. nicht mehr so viel Wasser aufnahmen, um einen schwachen Verdunstungsverlust zu ersetzen; Erwärmung des Bodens auf 12 bis 18° C. genügte, um ihre Thätigkeit hinreichend zu steigern; die Wurzeln von Brassica Napus und Brassica oleracea dagegen nehmen auch aus einem nahe zu 0° C. kalten Boden noch die zur Deckung eines mässigen Transpirationsverlustes nöthigen Wassermengen auf.

Eine zweite Folgerung aus den bisher gemachten Beobachtungen lässt sich dahin formuliren, dass die Functionen der Pflanze beschleunigt und in ihrer Intensität gefördert werden, wenn die Temperatur von der unteren Grenze anfangend, steigt; dass bei Erreichung eines bestimmten höheren Temperaturgrades ein Maximum der Leistung der Function eintritt, und dass diese bei noch weiterer Steigerung der Temperatur wieder abnimmt, bis bei der oberen Temperaturgrenze der Stillstand eintritt; eine Proportionalität zwischen der Intensität der Function und der Temperatur besteht also nicht.

So erreicht nach meinen Beobachtungen z. B. die Wachsthumsgeschwindigkeit der Keimwurzeln von Zea Mais ihr Maximum bei 27,2° C., von Pisum sativum, Triticum und Hordeum vulgare bei 22,8° C.; eine Steigerung der Bodentemperatur bis zu den oben genannten Grenzen bewirkt Abnahme der Wachsthumsgeschwindigkeit [1].

Die Reizbarkeit der Mimosenblätter ist bei 16 bis 18° C. ziemlich träge, bei 30° C. scheint sie ein Maximum zu erreichen; die periodisch beweglichen Seitenblättchen von Hedysarum gyrans machen nach Kabsch eine Schwingung bei 35° C. in 85 bis 90 Secunden, bei 28 bis 30° in 180 bis 280 Secunden, bei niedrigeren Temperaturen werden die Schwingungen unvollständig und bei 23 bis 24° C. fast unmerklich.

---

1) Weitere Einzelnheiten darüber in meiner gen. Abhandlung, so wie bei Köppen l. c. und de Vries l. c. — Man vergl. ferner das unter Cap. IV über den Einfl. der Temp. auf die Wachsthumsgeschwindigkeit Gesagte.

Die Geschwindigkeit der Protoplasmabewegung in Nitella syncarpa erreicht nach Nägeli ihr Maximum bei 37° C., bei weiterer Erwärmung hört die Bewegung auf. In den Haaren von Cucurbita, Solanum Lycopersicum und Tradescantia, sowie im Parenchym von Vallisneria fand ich die Bewegung des Protoplasmas bei 12 bis 16° C. langsam, bei 30 bis 40° C. sehr lebhaft, bei 40 bis 50° C. wieder verlangsamt.

Plötzliche und sehr starke Temperatur*schwankungen* zwischen 0° und 50° C. erwiesen sich bei den Versuchen von de Vries mit zahlreichen in Vegetation begriffenen Pflanzen als dem Leben ungefährlich, insofern weder unmittelbar noch später eine Beschädigung wahrzunehmen war. Damit ist jedoch nicht gesagt, dass stärkere Temperaturschwankungen gleichgiltig an der Pflanze vorübergehen. Vielmehr scheint es, dass wenn der Pflanze überhaupt eine günstige Temperatur zu Gebote steht, ihre Functionen um so energischer sich geltend machen, je constanter diese günstige Temperatur ist: diess zeigten schon die allgemeinen Erfahrungen bei der Pflanzencultur, noch mehr die Versuche Hofmeisters (Pflanzenzelle, p. 53) und de Vries's (l. c.) über Protoplasmabewegung und Köppens (l. c.) über das Wachsthum der Wurzeln. Der Zusammenhang der Temperaturschwankung und mit beobachteten ungünstigen Wirkungen ist jedoch ein sehr complicirter und bis jetzt nicht zu durchschauender, da ich nachgewiesen habe, dass jeder auch raschen Hebung und Senkung der Temperatur eine Hebung und Senkung der Wachsthumsgeschwindigkeit entspricht, obgleich nach Köppen die Zuwachse längerer Zeiten geringer sind bei schwankender als bei constanter Temperatur, wenn auch in beiden Fällen die Mitteltemperatur dieselbe ist.

Werden die oben genannten Temperaturgrenzen, die untere durch weitere Erniedrigung, die obere durch weitere Steigerung der Temperatur überschritten, so können die Functionen je nach Umständen einfach zur Ruhe kommen, um bei Rückkehr günstiger Temperaturgrade wieder einzutreten, oder aber die Ueberschreitung der Temperaturgrenze ruft bleibende Veränderungen, Beschädigung und Tödtung der Zellen hervor.

Die durch zu starke Erwärmung oder durch Erfrieren getödteten Zellen zeigen im Allgemeinen dieselben Veränderungen, wie die durch Gift, Elektricität u. s. w. getödteten; das Protoplasma wird unbeweglich, die Turgescenz hört auf, weil die Resistenz der Zellhäute (sammt dem Protoplasmaschlauch) nachlässt und das Herausfiltriren des Saftes gestattet, die Gewebe werden schlaff, secundäre chemische Veränderungen der Säfte bewirken eine dunkle Färbung, wie an ausgepressten Säften, und die rasche Verdunstung bewirkt bald ein völliges Austrocknen der getödteten Gewebe.

Die Beschädigung in Folge zu hoher und zu niederer Temperatur kann unter Umständen eine mittelbare und langsam eintretende sein, nämlich dann, wenn unter den gegebenen Verhältnissen eine Function zu sehr gesteigert oder geschwächt und so das harmonische Ineinandergreifen der verschiedenen Lebensvorgänge gestört wird; so kann durch zu hohe Vegetationstemperatur das Wachsthum so beschleunigt werden, dass die Assimilation (zumal bei mangelhafter Beleuchtung) nicht hinreicht, das nöthige Baumaterial zu liefern; die Transpiration der Blätter kann dabei so gesteigert werden, dass die Thätigkeit der Wurzeln den Verlust nicht zu ersetzen vermag. Andererseits kann z. B. eine zu niedere Bodentemperatur die Thätigkeit der Wurzeln so herabdrücken, dass selbst kleine Transpirationsverluste der Blätter nicht mehr ersetzt werden (s. unten).

Im Folgenden abstrahiren wir von derartigen Fällen und halten uns an die unmittelbar durch zu hohe Temperatur und durch Gefrieren und Aufthauen bewirkten Beschädigungen der Zellen.

1) **Die Tödtung der Zellen durch zu hohe Temperatur** hängt (ähnlich wie das Erfrieren) wesentlich von dem Wassergehalt derselben ab. Während saftige Gewebe schon unterhalb oder bei 50° C. getödtet werden, können lufttrockene Samen von Pisum sativum selbst über 70° C. während einer Stunde aushalten, ohne ihre Keimkraft zu verlieren; von Weizen- und Maiskörnern, die auf 65° C. eine Stunde lang erwärmt wurden, keimten noch 98, resp. 25 Proc. — Mit Wasser vollgesogene Erbsen eine Stunde lang der Temperatur 54 bis 55° C. ausgesetzt, waren sämmtlich getödtet, Roggen, Gerste, Weizen, Mais schon bei 53 bis 54° C. Ein ähnliches Verhalten zeigen die Pilzsporen, wie aus den im Text erwähnten Beobachtungen von Tarnovsky hervorgeht. Die Ursache der Tödtung mag zum Theil in der Gerinnung der Eiweissstoffe liegen, welche das Protoplasma zusammensetzen, auch diese hängt vom Wassergehalt derselben und anderen Umständen insofern ab, als diese eine verschieden hohe Temperatur zur Gerinnung nöthig machen. Die Desorganisation der Zellhaut scheint erst bei höheren Temperaturen merklich zu werden, und die der Stärke, die erst bei 55 bis 60° C. erfolgt, kommt hier insofern nicht in Betracht, als auch stärkefreie Zellen durch Ueberschreitung der Temperatur von 50° C. getödtet werden[1].

2) **Das Erfrieren** oder die Tödtung der Zellen durch Erstarrung ihres Saftwassers zu Eis und durch nachheriges Aufthauen des letzteren hängt ebenfalls in erster Linie vom Wasserreichthum der Zellen ab. Lufttrockene Samen scheinen jeden Kältegrad ohne Beschädigung ihrer Keimkraft zu überdauern; die Winterknospen der Holzpflanzen, deren Zellen sehr reich an assimilirten Stoffen, aber wasserarm sind, überdauern die Winterkälte und oft wiederholtes rasches Aufthauen, während die jungen, in der Entfaltung begriffenen Blätter im Frühjahr einem leichten Nachtfrost erliegen. — Ein mindestens eben so wichtiges Moment aber liegt in der specifischen Organisation der Pflanze; manche Varietäten derselben Pflanzenart unterscheiden sich nur durch den Grad ihrer Resistenz gegen die Kälte und das Aufthauen. Manche Pflanzen, wie die Flechten, Laub- und Lebermoose, manche Pilze von lederartiger Consistenz, die Mistel u. a. scheinen überhaupt niemals zu erfrieren, die Naviculeen können nach Pfitzer bei 10—20° R. gefrieren und nach dem Aufthauen fortleben, während manche Phanerogamen aus südlicher Heimath schon durch rasche Temperaturschwankungen um den Eispunkt getödtet werden[2].

Ob ein Pflanzengewebe durch die blosse Thatsache, dass sein Zellsaftwasser zu Eiskrystallen erstarrt, schon getödtet werden könne, ist ungewiss; sicher dagegen ist es, dass bei sehr vielen Pflanzen die Tödtung erst durch die Art des Aufthauens bewirkt wird: dasselbe Gewebe, welches nach dem Gefrieren des Saftwassers bei langsamem Aufthauen lebensfrisch bleibt, wird desorganisirt, wenn es, bei gleicher Kälte gefroren, rasch aufthaut; demnach erfolgt bei solchen Pflanzen die Tödtung nicht beim Gefrieren, sondern erst beim Aufthauen[3].

Bei der Eisbildung in einem Pflanzengewebe kommen zweierlei Verhältnisse zuerst in Betracht: Das Wasser, welches gefrieren soll, ist einerseits in einem Lösungsgemenge, dem Zellsafte enthalten, andererseits wird es von den Adhäsionskräften in den Molecularporen

---

1) Die Angaben Wiesners (Sitzungsberichte der Wiener Akad. 1871, Octoberheft, Bd. LXIV, p. 14, 15) sind mir leider unverständlich. Verschiedene neuere Angaben über hohe Temperaturen, welche Pilzsporen ertragen sollen, ohne ihre Keimungsfähigkeit zu verlieren, grenzen vielfach an das Unglaubliche und bedürfen so sehr der kritischen Sichtung, dass ich sie hier einstweilen übergehe.

2) Ueber die Höhe der Kältegrade, welche die Vegetation überhaupt erträgt, vergl. Göppert, bot. Zeitg. 1871, No. 4 u. 5.

3) Der Satz in seiner obigen Fassung stützt sich auf sorgfältige Untersuchungen, die ich in der k. sächs. Ges. d. Wiss. 1860 (Krystallbildungen u. s. w.), ferner in den landwirthschaftl. Versuchsstationen 1860, Heft V, p. 167 und in meinem Handbuch der Exp.-Phys. mitgetheilt habe. Ich finde nicht, dass Göpperts Einwendungen (Bot. Zeitg. 1871, No. 24) an meinen Ergebnissen etwas ändern; sein Versuch mit Calanthe veratrifolia kann ganz anders gedeutet werden, als es dort geschieht.

der Zellhaut und der Protoplasmagebilde als Imbibitionswasser festgehalten. — Nun ist es eine in der Physik festgestellte Thatsache, dass eine gefrierende Lösung sich scheidet in reines Wasser, welches zu Eis erstarrt, und in eine concentrirtere Lösung, deren Gefrierpunkt tiefer liegt (Rüdorff in Pogg. Ann. 1861, Bd. 114, p. 63 und 1862, Bd. 116, p. 55). Es wird also durch das Gefrieren eines Theils des Zellsaftwassers der noch nicht gefrorene Theil des Saftes concentrirter, es können dadurch möglicherweise chemische Veränderungen eingeleitet werden, da Rüdorff nachweist, dass in einer gefrierenden Lösung wirklich neue Verbindungen auftreten. In wie weit dieses Moment bei der Tödtung der Zellen durch Gefrieren und Aufthauen in Betracht kommt, lässt sich jetzt noch nicht entscheiden.

Etwas Aehnliches wie bei einer gefrierenden Lösung macht sich nun auch bei dem Gefrieren eines imbibirten, quellungsfähigen, organisirten Körpers geltend; auch hier gefriert bei einem bestimmten Kältegrade nur ein Theil des imbibirten Wassers, der andere bleibt als Imbibitionswasser zwischen den Molekülen des Körpers, der dem entsprechend sein Volumen vermindert, sich zusammenzieht, während der gefrierende Theil des Imbibitionswassers von den Molekülen des imbibirten Körpers sich trennt, die Wassermoleküle werden losgerissen, um sich zu Eiskrystallen zu gruppiren. — Bei dem gefrorenen Stärkekleister tritt diess auffallend hervor; vor dem Gefrieren eine homogene Masse, erscheint er nach dem Aufthauen als ein schwammiges, grobporöses Gebilde, aus dessen groben Hohlräumen das aufthauende Wasser klar abläuft; ähnlich verhällt sich geronnenes Eiweiss bei dem Aufthauen: in diesen Fällen wird offenbar eine dauernde Veränderung durch das Gefrieren eines Theils des imbibirten Wassers hervorgerufen; die bei der Eisbildung im Kleister und im geronnenen Eiweiss zu einem wasserarmen Netzwerk sich gruppirenden Moleküle der Substanz ordnen sich bei dem Aufthauen nicht mehr mit den bei dem Gefrieren von ihnen abgetrennten Wassertheilen zu einem homogenen Ganzen zusammen; der aufgethaute Kleister ist eben kein Kleister mehr.

Auch bei dem Gefrieren lebender saftiger Gewebe trennt sich ein Theil des imbibirten Wassers ab und gefriert als reines Wasser zu Eis, ein Rest bleibt als Imbibitationswasser im Protoplasma und den Zellhäuten zurück, wenigstens so lange die Temperatur nicht sehr tief sinkt. Blätter und saftige Stengel bei 5 bis 10° C. gefroren, lassen leicht erkennen, dass nur ein Theil des Wassers in Form von Eiskrystallen vorhanden ist; ein anderer Theil desselben durchtränkt die noch geschmeidigen Zellhäute, die nicht starr sind. Findet das Gefrieren langsam statt, so tritt das gefrierende Wasser in Form von Eiskrusten, die aus dichtgedrängten kleinen Eiskrystallen bestehen, auf der Oberfläche der saftigen Gewebe hervor. Diese Krystalle stehen rechtwinkelig auf der Gewebeoberfläche und verlängern sich durch Zuwachs an ihrer Basis. Auf diese Weise kann ein sehr grosser Theil des Gewebewassers in Form von Eiskrusten hervortreten, während das an Wasser ärmer werdende Gewebe sich entsprechend zusammenzieht[1]; und seinen Turgor verliert. Ausserordentlich schön tritt diese Erscheinung an den mächtigen Blattstielen der Artischocken auf, wenn sie langsam gefrieren; das saftige Parenchym trennt sich dabei von der Epidermis ab, die jenes wie ein locker aufliegender Sack umgiebt; das Parenchym selbst zerreisst im Innern, so dass

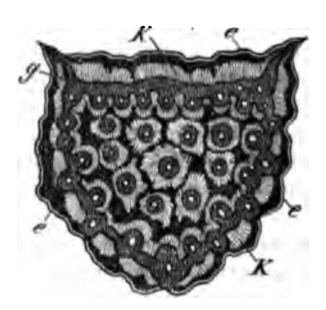


Fig. 144. Querschnitt eines langsam gefrorenen Blattstiels von Cynara Scolymus: *e* die abgelöste Epidermis; *g* das Parenchym, in welchem die weissgelassenen Querschnitte der Fibrovasalstränge liegen; es bildet eine zähe geschmeidige Masse und ist während des Gefrierens zerrissen, es hat sich eine periphorische Schicht abgesondert von mehreren inneren Partieen, welche die Stränge umhüllen. Jede freie Oberfläche der Parenchymtheile ist mit Eiskrusten *K K* überzogen, diese bestehen aus dicht gedrängten Prismen. Die Hohlräume des zerrissenen Gewebes sind in der Figur ganz schwarz gehalten.

---

1) Geschieht diess auf verschiedenen Seiten eines Blattes oder Astes in verschiedenem Grade, so treten selbstverständlich Krümmungen ein, die man auch wirklich häufig beobachtet. Die Frostspalten der Bäume beruhen wahrscheinlich auch nur auf derartigen Veränderungen.

ler Fibrovasalstrang von einer Parenchymhülle umschlossen bleibt; die Fig. 444 zeigt, e die Eiskrusten aus den Parenchymmassen hervorgetreten sind. Ich habe von Blattstiel-icken, die 396 Gramm wogen, 99 Gramm reines Eis gesammelt, welches nach dem hmelzen zur Trockene abgedampft, nur geringer Spuren fester Substanz (etwa 1 pro Mille) nterliess. Aehnliche Verhältnisse habe ich vielfach bei anderen Pflanzen beobachtet; t ist aber die Eisbildung nicht so regelmässig wie bei den Artischocken; man findet dann den Lücken des innerlich zerrissenen Gewebes (z. B. in saftigen Stämmen von Brassica eracea) kleine unregelmässige Eisschollen; zuweilen tritt auch das Eis in Form von Kämen, die Epidermis zerreissend, über die Oberfläche saftiger Stengel hervor (Caspary). Ich be früher schon gezeigt[1], dass man auf durchschnittenen saftigen Pflanzentheilen, z. B. inkelrüben, wenn man sie vor Verdunstung geschützt langsam frieren lässt, continuir-he, die Schnittfläche bedeckende Eiskrusten bekommt, die aus an der Basis wachsenden sprismen bestehen. — Die Entstehung und das Wachsthum dieser Eiskrystalle lässt sich auffassen, dass zunächst bei Eintritt eines bestimmten Kältegrades im Gewebe eine äus-rst feine Wasserschicht gefriert, welche die unverletzten Zellhäute äusserlich überzieht; tritt dann sofort aus der Zellhaut eine neue sehr dünne Wasserschicht an die Oberfläche d gefriert ebenfalls, die schon vorhandene Eisschicht verdickend, und so geht es fort; e Zellhaut nimmt von innen her immerfort Zellsaftwasser in sich auf, durchtränkt sich mit und lässt die äusserste Molecularschicht ihres Imbibitionswassers gefrieren; die ersten nnen Eisschichten auf der Aussenseite der unverletzten Zellen bilden polygonale, an ander grenzende Tafeln; jede Tafel wird durch Zuwachs an ihrer Unterseite zu einem sprisma; die dicht gedrängten Prismen bilden eine leicht zu zerbröckelnde Eiskruste. i diesem Vorgange wird der Zellsaft eine immer concentrirtere Lösung, die Zellhaut und s Protoplasma immer wasserärmer. — Es lässt sich nun auch einigermaassen verstehen, arum ein rasches Aufthauen die Zellen tödtet, langsames nicht; findet nämlich das Auf-auen langsam statt, so schmelzen die Eiskrystalle an ihrer Basis, wo sie die Zelle berüh-n, das flüssig werdende Wasser wird sofort in die Zelle eingesogen, die ursprünglichen rhältnisse der Zellsaftlösung und der Imbibition der Zellhaut und des Protoplasmas kön-n sich wieder herstellen, wenn sie nicht während des Gefrierens schon beschädigt worden nd. Thaut dagegen die Eiskruste oder Eisscholle sehr schnell auf, so läuft ein Theil des ch bildenden Wassers in die Zwischenräume des Gewebes, bevor es aufgesogen werden nn; die ursprünglichen normalen Concentrationsverhältnisse und Imbibitionszustände nnen sich in den Zellen nicht wieder herstellen, was unter Umständen tödtlich wirken nn, je nach der chemischen Natur der im Zellsaft gelösten Stoffe und nach der Molecular-ructur des Protoplasmas und der Zellhaut. Es erklärt sich aus der hier geltend gemachten nschauung auch, warum der grössere Wassergehalt die Gefahr des Erfrierens steigert; enn je wasserärmer das Gewebe ist, desto concentrirter sind die Zellsäfte, ein desto grösse-r Theil des Wassers ist dann auch von den Imbibitionskräften festgehalten; demnach kann nn nur ein kleiner Theil des Wassers Eiskrystalle bilden, und bei dem Aufthauen derselben erden die genannten Störungen geringere Werthe haben.

Endlich ist es auch erklärlich, warum manche Pflanzen dann durch zu rasches Auf-auen getödtet werden, wenn sie bei sehr tiefen Kältegraden gefroren waren, während das efrieren bei geringer Kälte unschädlich ist; denn je tiefer die Temperatur sinkt, ein desto rösserer Theil des Zellsaft- und Imbibitionswassers wird in Eis verwandelt, die Störung er Saftconcentration und der Imbibitionszustände wird mit zunehmender Kälte immer

[1] Sachs: Krystallbildungen bei dem Gefrieren und Veränderung der Zellhäute bei dem hauen saftiger Pflanzentheile (Bericht der k. sächs. Ges. d. Wiss. 1860). — Die oben be-riebenen Krystallbildungen im Inneren gefrorener Pflanzen habe ich schon in der ersten . dieses Lehrbuchs 1868 erwähnt und zur Erklärung des Erfrierens benutzt; später 1869 auch Prillieux (Ann. des sc. nat. T. XII, p. 128) dieselben Erscheinungen an verschiedenen nzen beschrieben.

grösser, die Wiederherstellung des normalen Zustandes bei dem Aufthauen also immer schwieriger. Dass die oben genannten Zerreissungen ganzer Gewebeschichten während des Gefrierens für das Fortleben des Organs nach dem Aufthauen eine sehr geringe Bedeutung haben, zeigt die Thatsache, dass selbst die Blattstiele der Artischocken, deren gefrorener Zustand durch Fig. 444 dargestellt ist, nach langsamem Aufthauen bis in den folgenden Sommer hinein unbeschädigt blieben. Diese inneren Zerreissungen haben mit dem plötzlichen Kältetod der Zellen ebenso wenig zu thun, wie Frostspalten der Bäume, die bei stark sinkender Temperatur durch peripherische Zusammenziehung der Rinde und äusseren Holzschichten entstehen und sich bei steigender Temperatur wieder schliessen.

Die Vermuthung, dass vegetirende Pflanzen, zumal solche, welche zu ihrer Vegetation hoher Temperaturen bedürfen, schon durch Abkühlung ihres Gewebes bis nahe an den Eispunkt während kurzer Zeitdauer direct getödtet werden könnten, ist durch Versuche H. de Vries (l. c.) widerlegt. Trotzdem können die alten Beobachtungen Bierkanders und Hardys, dass manche derartige Pflanzen (z.B. Cucurbitaceen, Impatiens, Solanum tub., Byxa Orelleana, Crescentia Cujete u. a.) bei niederen Temperaturen über dem Eispunkt in freier Luft erfrieren, erklärlich gefunden werden, wenn man beachtet, dass durch die Ausstrahlung die Temperatur ihrer Gewebe sich unter den Eispunkt abkühlen kann, wenn auch die Lufttemperatur noch 2—3, selbst 5° C. beträgt. — Aber noch auf eine andere Art können niedere Temperaturen über Null den Pflanzen aus südlicher Heimath gefährlich werden; nämlich dann, wenn der die Wurzel umgebende Boden längere Zeit eine so niedere Temperatur behält, während die Blätter fortfahren zu transpiriren; in diesem Falle ist nämlich die Wasseraufnahme durch die Wurzeln so verlangsamt, dass sie nicht mehr im Stande sind, den Transpirationsverlust der Blätter zu ersetzen, die nun welken (und endlich wohl auch vertrocknen). Erwärmung des die Wurzeln umgebenden Bodens genügt, die welken Blätter wieder turgescent zu machen. So fand ich es bei in Töpfen erwachsenen Pflanzen von Nicotiana, Cucurbita, Phaseolus[1]. In England welkten im Winter die Zweige eines in das Warmhaus geleiteten Weinstocks, dessen Wurzeln ausserhalb im Boden standen, offenbar nur wegen der zu niederen Temperatur des Letzteren; denn als man ihn mit warmen Wasser begoss, erholten sich auch die Zweige im Warmhaus.

c) Unter den Veränderungen, welche andauernde Temperaturerniedrigung an Pflanzen bewirkt, ist eine der auffallendsten die Farbenänderung der über Winter ausdauernden Blätter, die bereits von Mohl[2]) vor langer Zeit beobachtet, neuerdings von Kraus[3]) genauer studirt wurde. Diese Farbenänderung ist von zweierlei Art, indem die Blätter entweder nur misfarbig, bräunlich, gelb- oder rostbraun werden, wie bei Taxus, Pinus, Abies, Juniperus, Buxus; oder auf der Oberseite sich entschieden roth färben, wie bei Sedum, Sempervivum, Ledum, Mahonia, Vaccinium. Die Misfärbung der ersten Gruppe beruht nach Kraus auf einer Veränderung des Chlorophylls; indem die Chlorophyllkörner ihre Gestalt und Begrenzung verlieren, bildet sich eine verschwommene, wolkige Protoplasmamasse von rothbrauner oder braungelber Färbung, während der Zellkern farblos bleibt. Diese Veränderungen sind gewöhnlich vollständiger in den Pallisadenzellen der Oberseite als im tiefer liegenden Parenchym. Die spectroskopische Prüfung ergab, dass von den zwei Pigmenten, die in ihrer Mischung den Chlorophyllfarbstoff (nach Kraus) darstellen, das goldgelbe unverändert bleibt, während das blaugrüne geringe Veränderungen seines Spectrum erkennen lässt.

Die auf der Oberseite roth oder purpurbraun gefärbten Winterblätter der zweiten Gruppe verdanken diese Färbuug einer im oberen Theil der Pallisadenzellen liegenden, abgerundeten Hyalinen, stark lichtbrechenden Masse, die, wo die Blätter roth sind, schön karminroth, sonst aber schwach gelblich gefärbt erscheint, und der Hauptmasse nach aus Gerbstoff be-

1) Sachs in »Landw. Vers.-Stationen«. 1865. Heft V, p. 195.

2) Mohl: Vermischte Schriften. Tübingen 1845, p. 375.

3) Kraus: Einige Beobachtungen über die winterliche Färbung immergrüner Gewächse in den Sitzungsber. der phys.-medic. Societät zu Erlragen. 19. Dec. 1871 und 11. März 1872.

steht. Die Chlorophyllkörner, intact und schön grün, sind alle im inneren Ende dieser Zellen zusammengedrängt. Im Schwammparenchym des Mesophylls findet sich im Centrum jeder Zelle eine rothe oder farblose Gerbstoffkugel und die Chlorophyllkörner, gleichfalls intact, bald an einer, bald an mehreren Stellen in rundlichen oder unregelmässigen Klumpen immer an den Seiten gegen Nachbarzellen gelagert. In diesen Fällen ist der Chlorophyllfarbstoff in beiden Pigmenten unverändert, der rothe Farbstoff ist in Wasser löslich und von rothen Blüthenstoffen spectralanalytisch nicht zu unterscheiden.

In allen überwinternden Blättern wie in grünen Rindentheilen fand Kraus die Chlorophyllkörner von den Wänden hinweg nach dem Inneren der Zelle gewandert und daselbst in Klumpen zusammengelagert (vergl. § 8). — Im Frühjahr wird bei hinreichend warmem Wetter der normale Zustand wieder hergestellt, der rothe Farbstoff verschwindet, die Chlorophyllkörner nehmen ihre normale Vertheilung an den Zellwänden wieder an. Kraus zeigt, dass die winterliche Veränderung der Blätter auf der Temperaturerniedrigung beruht, da sie durch blosse Temperaturerhöhung, sowohl im Finstern wie im Licht, wieder in den normalen Zustand übergeführt wird. Als er bei starker Winterkälte abgeschnittene Zweige von Buxus in's geheizte Zimmer nahm und in Wasser stellte, so zeigte sich, dass das Protoplasma der Zellen, schon nach 1—2 Tagen homogen geworden, an den Wänden sich sammelte, dann (wie bei der Chlorophyllkornbildung im Finstern) durch Furchung in Körner zerfiel, wobei die rothe Färbung desselben zu einer gelbgrünen, schliesslich reingrünen wurde, so dass nach Verfluss von 3—5, höchstens 8 Tagen die Wände mit lebhaft grünen, scharf umgrenzten Chlorophyllkörnern belegt waren. Bei Thuja brauchte der Process 2—3 Wochen bei mir jedoch nur einige Tage. Die Restitution ist also eine ziemlich langsame, wogegen nach Krauss eine einzige Frostnacht genügt, um bei Buxus, Sabina und Thuja die Veränderung des Chlorophylls nach Form und Färbung zu bewirken. — Dass das Licht, wenigstens bei der Wiederherstellung des normalen Chlorophylls, keinen Antheil hat, zeigt die Thatsache, dass sie auch bei Zweigen, welche im Zimmer im Finstern gehalten werden, erfolgt; dagegen dürfte die Thatsache, dass die durch Deckung von anderen Blättern geschützten Stellen die Farbenänderung nicht zeigen, darauf hinweisen, dass es sich bei dem ganzen Phänomen weniger um die niedrige Lufttemperatur, als um die durch Ausstrahlung vermittelte Abkühlung handelt.

d) Zweckmässige Vorrichtungen zur Beobachtung grösserer Pflanzen und Pflanzentheile unter der Einwirkung bestimmter, hoher oder niederer Temperaturen sind leichter herzustellen (vergl. mein Handb. der Exp.-Phys. p. 64, 66). Schwieriger ist es, mikroskopische Objecte einer beliebig gesteigerten oder erniedrigten Temperatur so auszusetzen, dass man dabei bequem beobachten und überzeugt sein kann, dass die Temperatur des Objects auch die durch das Thermometer angegebene sei oder ihr doch sehr nahe kommt. Dieser Forderung wird durch den sehr wohlfeil herzustellenden Wärmkasten für das Mikroskop Fig. 445 genügt. Nachdem ich denselben, seit drei Jahren mehrfach selbst benutzt, Anderen empfohlen habe, wird eine Beschreibung hier um somehr am Orte sein, als der Apparat sich besonders auch für Demonstrationen in Collegien eignet.

Die Grösse des Wärmkastens muss der des Mikroskops entsprechen; der meinige ist für eines der gewöhnlichen Hartnack'schen Instrumente construirt. Der beinahe würfelförmige Kasten hat unten und an den Seiten doppelte Wandungen von Zinkblech, die einen Zwischenraum von 25 Mill. Dicke umschliessen, welcher durch das Loch l mit Wasser gefüllt wird. Oben ist der Kasten ganz offen, an der vorderen Seitenwand aber eine Oeffnung angebracht, die mit einer gut passenden, aber nicht weiter befestigten Glasscheibe verschlossen wird. Dieses Fenster f ist so gross und so angebracht, dass es hinreichend Licht auf den Spiegel des im Kasten stehenden Mikroskops gelangen lässt. Die Höhe des Kastens ist so abgemessen, dass der obere Rand der Doppelwand mit der Brücke b des Mikroskops m in gleicher Höhe liegt. Die Oeffnung des Kastens wird mit dem dicken Pappdeckel d d verschlossen, in den man eine Oeffnung so angebracht hat, dass diese die Brücke b genau umschliesst. Neben dem Tubus ist in dem Deckel ein rundes Loch angebracht, durch

welches man mit starker Reibung ein kleines Thermometer einschiebt, so dass de
neben dem Objectiv hängt. — Der Kasten ist inwendig mit schwarzem Lack an

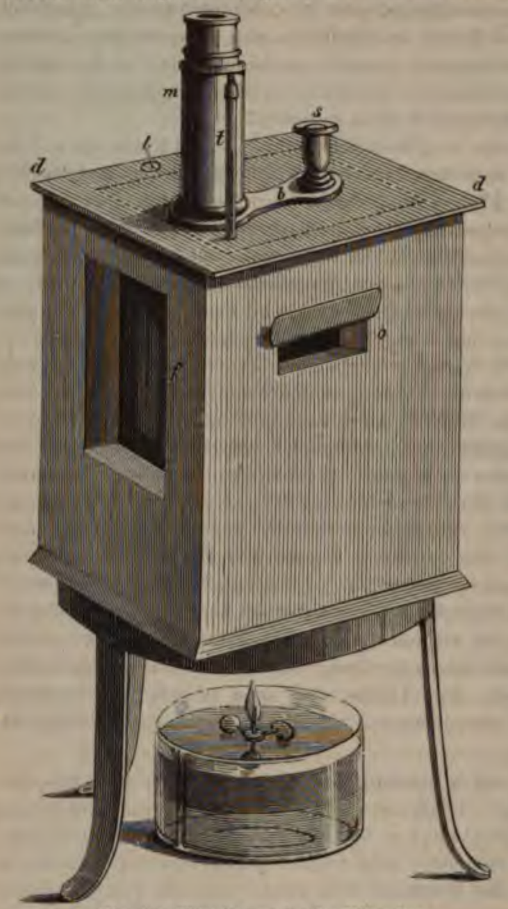


Fig. 445. Wärmkasten für das Mikroskop.

und ein mit Wasser du
Pappstück liegt unter dem
Mikroskops, welches dadu
steht; auch hat der feuchte
den Zweck, die Luft in der
des Objects feucht zu erhalt
die über den Deckel her
Stellschraube kann die Eins
das Object bequem geregel
zwei seitliche Oeffnungen,
die Fig. eine bei *o* zeigt, di
den Objectträger, wenn n
einer Pincette zu verschieb
bequemer ist es, den Obje
einen Drath zu befestigen,
einen in die Oeffnung *o* passe
geht [1]).

Will man nun bei höher
ratur beobachten, so erwärn
Wasser im Kasten durch e
gesetzte Spirituslampe; hat d
ratur ungefähr die gewüns
erreicht, so setzt man statt
Oellampe mit Schwimmer
wartet, bis die Temperatur
wird; um höhere oder ni
stante Temperatur zu bekomm
es 1, 2, 3 Schwimmer mit Na
in die Lampen zu setzen.
für gleichmässiges Brennen,
die Temperatur im Kasten
Stunden lang so constant, da
um etwa 1° C. schwankt. Ger
Constanz der Temperat
dafür, dass auch das Object selbst die durch das Thermom
gegebene Temperatur annimmt.

Mit meinem Wärmkasten ist es leicht, die Abhängigkeit der Protoplasmaströ
der Temperatur bequem zu beobachten und zu demonstriren. Um bei niederen
turen zu beobachten, wird es genügen, das Loch *l* zu vergrössern, um dem kalt
im Zwischenraum ab und zu Eisstücke zusetzen zu können.

§ 8. Wirkungen des Lichts auf die Vegetation [2]).

A. Allgemeines. Die Gesammtheit des Pflanzenlebens hängt von der
kung des Lichtes auf die chlorophyllhaltigen Zellen ab, insofern dad

---

1) Derartige Wärmkästen können bei Herrn Optiker Leitz in Wetzlar bezogen
2) P. Decandolle physiologie végétale 1832. III — Sachs: Ueber den Einfluss d
lichtes auf Neubildung und Entfaltung verschiedener Pflanzenorgane. Botan. Zeitg.
...ne. — Sachs: Wirkung des Lichts auf die Blüthenbildung unter Vermittlung der La
...an. Zeitg. 1865, p. 117. — Sachs: Handbuch der Exp.-Phys. 1865, p. 1.

ubildung organischer Verbindungen aus den Elementen der Kohlensäure und
s Wassers bedingt wird. Die dabei abgeschiedene Sauerstoffmenge ist nahezu
ich derjenigen, welche zur Verbrennung der Pflanzensubstanz nöthig ist, und
r Arbeitswerth der bei dieser Verbrennung entstehenden Wärme giebt ein Maass
r die Grösse der Arbeit, welche das Licht in den chlorophyllhaltigen Pflanzen-
llen leistet.

Ist durch den Assimilationsprozess unter Einwirkung des Lichtes ein gewisses
antum assimilirter Substanz entstanden, so kann dann eine lange Reihe von
getationsvorgängen auf Kosten derselben ohne directe Mitwirkung des Lichts
ttfinden; das Wachsthum neuer Organe und der damit verbundene durch die
hmung unterhaltene Stoffwechsel in den Organen ist ganz oder bis zu einem
wissen Grade unabhängig vom Licht, kann sich in tiefer Finsterniss vollziehen,
e die Keimung der Samen, Knollen, Zwiebeln, das Austreiben von Knospen aus
lzigen Zweigen und unterirdischen Rhizomen u. s. w. zeigt. Auch belaubte
anzen, welche am Licht ein hinreichendes Quantum von Reservestoffen auf-
speichert haben, bilden in's Finstere gebracht, Sprosse, selbst Blüthen und
üchte.

Wie die unterirdischen oder sonst wie dem Licht entzogenen Theile chloro-
yllhaltiger und lichtbedürftiger Pflanzen sich von den am Licht erzeugten Assi-
ilationsproducten ernähren, so leben auch, wie schon früher hervorgehoben
urde, die chlorophyllfreien Schmarotzer und Humusbewohner von der im Licht
rrichteten Arbeit chlorophyllhaltiger Zellen anderer Pflanzen und sind insofern
ch wenigstens mittelbar vom Licht abhängig, wenn sie auch zuweilen ihre ganze
twicklung in unterirdischer Finsterniss vollenden, wie die Trüffeln (Tubera-
en), oder doch erst am Ende der Entwickelung hervortreten, um die schon un-
rirdisch angelegten Blüthen in freier Luft zu entfalten und die Samen auszu-
reuen, wie Neottia nidus avis, Limodorum abortivum, Epipogum, Corallorrhiza,
onotropa, Lathraea, Orobanche u. a. Auch viele chlorophyllhaltige, von unor-
ganischer Nahrung lebende Pflanzen vollbringen ihre Gestaltungsvorgänge und
e dabei nöthigen Processe in tiefster unterirdischer Finsterniss, in denen sie
r zu bestimmten Zeiten ihre grünen Blätter an das Licht hervorstrecken, um
itweise zu assimiliren und einen neuen Vorrath bildungsfähiger Substanz unter-
isch anzuhäufen: so die Herbstzeitlose, Tulpe, Kaiserkrone, unsere einheimi-
hen Orchideen und viele andere, zumal Zwiebeln, Knollen und Rhizome bil-
nde Pflanzen. — Führt man das fortwachsende Ende des Stammes oder eines
eiges einer grünbelaubten Pflanze (z. B. Cucurbita, Tropaeolum, Ipomaea,
dera u. v. a.) in einen undurchsichtgen Recipienten ein, während die grünen
ätter dem Licht ausgesetzt bleiben, so entwickeln sich in dem finsteren Raum
e Knospen weiter, neue Blätter und Blüthen werden angelegt, und die im Finste-
n entwickelten Blüthen erreichen sogar die volle Grösse und Farbenpracht, sie
nd befruchtungsfähig und erzeugen Früchte und selbst keimfähige Samen auf
sten der in den grünen Blättern am Licht assimilirten, ihnen durch den Stamm
geführte Substanz.

Diese und zahlreiche andere Thatsachen zeigen, dass das Wachsthum, d. h.
Gestaltungsvorgänge und der damit verbundene Stoffwechsel der Pflanzen-
gane von dem unmittelbaren Einfluss des Lichts nicht oder nur in untergeord-

neter Weise unmittelbar abhängig ist, wenn nur vorher das dazu nöthige Quantum organischer Substanz unter dem Einfluss des Lichts erzeugt worden ist.

So ist es im Grossen und Ganzen. Betrachtet man jedoch die verschiedenen einzelnen Vegetationserscheinungen, das Verhalten des Protoplasmas, die Entstehung, Lagerung, Thätigkeit und Zerstörung des Chlorophylls, das Wachsthum jüngerer und älterer Theile, die auf Gewebespannung beruhenden Bewegungen u. dgl., so findet man eine lange Reihe mannigfach verschiedener Beziehungen, die um so mehr einer gesonderten Betrachtung bedürfen, als die im weissen Tageslicht gemengten Strahlen von verschiedener Brechbarkeit ganz specifische Einwirkungen auf die Vegetation erkennen lassen, derart, dass gewisse Functionen nur von stark brechbaren, andere nur oder vorwiegend von den schwächer brechbaren Strahlen hervorgerufen werden; dazu kommt, dass die Wirkungen, wie bei der Temperatur, auch dem Grade nach verschieden sind, wenn die Intensität der Strahlen bestimmter Brechbarkeit gradweise sich ändert; und endlich ist zu beachten, dass das Licht nur insofern auf die Functionen der Pflanze einwirkt, als die Strahlen desselben in die Organe eindringen, wobei sie aber in ihrer Intensität und zum Theil selbst in ihrer Brechbarkeit verändert werden. — Diese Verhältnisse müssen daher bei jeder Untersuchung und Betrachtung der Lichtwirkungen beachtet werden. Versucht man es, das darüber bis jetzt Bekannte in allgemeine Sätze zu formuliren, so ergiebt sich etwa Folgendes:

1) Wirkung verschieden brechbarer Strahlen. Die in dem weissen Sonnenlicht gemengten Strahlen verschiedener Brechbarkeit, die unserem Auge als verschiedenfarbige Bänder des Spectrums erscheinen, vertheilen ihre physiologische Wirkung auf die Vegetationsvorgänge in der Weise, dass chemische Vorgänge, sofern sie überhaupt vom Licht abhängen, vorwiegend oder allein durch Strahlen mittlerer und niederer Brechbarkeit (welche dem Auge als roth, orange, gelb, grün) erscheinen, hervorgerufen werden; so das Ergrünen des Chlorophylls, die Zersetzung der Kohlensäure und Bildung von Stärke (oder Zucker, Fett) in Chlorophyll.

Dagegen bewirken die stark brechbaren Strahlen (die dem Auge als blau, violett erscheinen und die ultravioletten, nicht mehr sichtbaren) vorwiegend oder allein die mechanischen Veränderungen, sofern diese überhaupt vom Licht abhängen; diese Strahlen sind es, welche die Geschwindigkeit des Wachsthums beeinflussen, die Bewegungen des Protoplasmas verändern, den Schwärmsporen eine bestimmte Bewegungsrichtung aufnöthigen, die Gewebespannung in den Bewegungsorganen vieler Blätter und somit deren Stellung verändern.

Diese beiden Sätze, durch sorgfältige Beobachtungen gewonnen, widersprechen nun scheinbar der in der Chemie und Physik gang und gäbe gewordenen Eintheilung der Strahlen in sogenannte chemisch wirksame, worunter man die stark brechbaren (blauen, violetten, ultravioletten) versteht, und in chemisch unthätige oder doch minder wirksame, zu denen die wenig brechbaren (die rothen, orangen, gelben, zum Theil die grünen) gerechnet werden. Diese Eintheilung wurde früher getroffen, weil Silbersalze, Chlorknallgas und andere unorganische Verbindungen von jenen sehr lebhaft verändert, von diesen kaum angegriffen

werden. Wenn sich nun aber zeigt, dass die organisch-chemischen Vorgänge in der Pflanze grade von den letzteren allein oder vorwiegend hervorgerufen werden, so ergibt sich also, dass jene Eintheilung in chemische und nicht chemische Strahlen auf unvollkommener Induction beruhte, und dass vielmehr der Satz auszusprechen ist: es werden chemische Vorgänge (wenn sie überhaupt vom Licht abhängen) von Strahlen verschiedener Brechbarkeit hervorgerufen, je nach der specifischen Art des chemischen Processes. Was nun die mechanischen Wirkungen der stark brechbaren Strahlen in der Pflanze anbetrifft, so bleibt es einstweilen ganz ungewiss, ob sie nicht zunächst durch chemische Veränderungen, die das Licht hervorruft, eingeleitet werden; jedenfalls machen sich die Wirkungeu für den Beobachter nur durch mechanische Effekte (Bewegungen, Spannungen) bemerklich, was für die obige Eintheilung maassgebend ist.

Wenn man das Sonnenlicht durch hinreichend dicke Schichten der Lösungen von doppeltchromsauren Kali und Kupferoxydammoniak hindurchgehen lässt[1], erhält man hinter der ersteren ein Lichtgemenge, welches nur aus der minder brechbaren Hälfte des Spectrums (Roth, Orange, Gelb, zum Theil Grün) besteht, während die blaue Lösung neben etwas Grün, nur Blau, Violett und Ultraviolett durchlässt. Das Sonnenlicht ist also durch die Absorption der beiden Flüssigkeiten in zwei Hälften der Art getheilt, dass das Spectrum des Lichts hinter der gelbrothen Lösung vom Roth bis zum Grün, das der blauen, vom Grün bis Ultraviolett incl.) reicht. Hinter diesen Flüssigkeiten wurden Pflanzen aufgestellt, welche (vor jedem anderen Licht geschützt) Kohlensäure zersetzten, wuchsen und heliotropische Krümmungen machten; gleichzeitig konnten neben den betreffenden Pflanzen Stücke sehr empfindlichen photographischen Papier exponirt werden. Es zeigte sich nun, dass das Gemenge von minder brechbaren Lichtstrahlen (hinter dem Kali bichromat.) die chemischen Vorgänge der Kohlensäurezersetzung, des Ergrünens und der Entfärbung des Chlorophylls fast ebenso energisch hervorrief, wie das weisse Tageslicht, während dieses rothgelb erscheinende Lichtgemenge nur sehr geringe Wirkung auf das photographische Papier ausübte; das Wachsthum der Keimpflanzen dagegen verhielt sich in diesem Licht ähnlich wie im Finstern, obgleich der chemische Process des Ergrünens der Blätter stattfand. Umgekehrt war das gemischt blaue Licht hinter der Kupferoxydammoniaklösung sehr wenig wirksam bei dem chemischen Process der Kohlensäurezersetzung, obgleich photographisches Papier sehr energisch und rasch gebräunt wurde; dafür aber war das Wachsthum der Keimpflanzen in diesem Licht dem im weissen Licht ähnlicher, und die mechanische Wirkung der heliotropischen Krümmung wurde mit grosser Energie zur Geltung gebracht. Zahlreiche Beobachtungen haben seit dem das früher gewonnene Resultat bestätigt und erweitert[2]. (Specielleres siehe unter B.)

---

1) Sachs, botan. Zeitg. 1864, p. 253 ff., wo auch die Arbeiten der Vorgänger ausführlich referirt sind.

2) Die auf gänzlicher Verwirrung und Vermengung der Begriffe Lichtintensität (objectiv), Helligkeit (subjectiv für das menschliche Auge), Brechbarkeit (einer objectiven) und Farbe des Lichts (einer subjectiven Eigenschaft) beruhenden Einwürfe Prillieux's gegen die hier aufgestellten Sätze habe ich im 2. Heft der »Arbeiten des botan. Instituts in Würzburg« 1872 zurückgewiesen.

2) Abstufungen der Licht-Wirkungen auf die Pflanze nach der Intensität des Lichts[1]). Dass sich wie mit der Höhe der Temperatur, auch bei dem Licht die Wirkungen auf die Pflanzen gradweise ändern, wenn die Intensität des überhaupt wirksamen Lichts sich ändert, unterliegt keinem Zweifel und fällt bei pflanzenphysiologischen Beobachtungen von selbst auf. Genauere Untersuchungen jedoch liegen darüber noch kaum vor, und zum grossen Theil scheitert das Unternehmen gegenwärtig noch daran, dass es an Methoden fehlt, die Intensität von Lichtstrahlen bestimmter Brechbarkeit überhaupt oder doch so zu messen, dass die Messung nach festen Einheiten geschieht und eine Anwendung auf die Pflanze zulässt. Man ist, so weit es die stark brechbaren, also vorwiegend die mechanisch wirksamen Strahlen betrifft, auf die photochemische Methode von Bunsen und Roscoe[2]) angewiesen, die ihrerseits aber keine Auskunft über die wechselnde Intensität des rothen, orangen, gelben Lichtes giebt und zudem mit grossen Schwierigkeiten der Anwendung bei Vegetationsversuchen verbunden ist. Bei der Photometrie der minder brechbaren Strahlen dagegen intervenirt nach den herkömmlichen Methoden überall die Empfindung des Auges, d. h. die Helligkeit, die nicht ohne Weiteres als ein wirkliches objectives Maass der Lichtintensität betrachtet werden darf, wenn auch immerhin anzunehmen ist, dass unter Umständen aus der Steigerung oder Minderung der subjectiven Helligkeit auf eine Steigerung oder Minderung der objectiven Lichtintensität geschlossen werden darf. Man ist daher bei Angabe der Beziehungen zwischen Lichtintensität und Vegetation gegenwärtig noch (mit wenigen Ausnahmen auf die allgemeinen Ausdrücke finster, trüb, hell, blendendhell u. s. w. als Maasse angewiesen, von denen man annimmt, dass ihnen die objectiven Lichtintensitäten in dem angegebenen Sinne entsprechen. In einem Falle ist diese Relation zwischen den subjectiven Empfindungen des Auges und der Wirkung des sie veranlassenden Lichts auf die Pflanze allerdings schlagend nachgewiesen, indem Pfeffer gezeigt hat, dass die Curve der subjectiven Helligkeitsempfindung unseres Auges bei den Farben eines Sonnenspectrums fast genau zusammenfällt mit der Curve, welche die kohlensäurezersetzende Kraft derselben verschiedenen Regionen des Spectrums ausdrückt[3]). Zunächst ist die Uebereinstimmung jedoch eine rein zufällige (man vergleiche jedoch die Anmerkung[1] auf p. 656) und darf nicht ohne Weiteres auf andere Verhältnisse übertragen werden. Wäre das zum Beobachter gelangende Sonnenlicht oder das diffuse Tageslicht immer von constanter Intensität, dann wäre es freilich leicht die Intensität des auf die Pflanze wirkenden Lichts nach bestimmten Abstufungen willkürlich zu reguliren. Da nun das Licht glühender Körper (z. B. das Drummond'sche Licht[4]) dieselben Strahlen enthält und ähnlich auf die Pflanzenfunctionen wirkt wie das Sonnenlicht, so wird man wohl auf diesem Wege constante Lichtquellen von bestimmter Intensität herstellen können, die man bei genaueren

1 Ueber den hier zu beachtenden Unterschied von objectiver Intensität des Lichtes und seiner Helligkeit für unser Auge vergl. die eben cit. Arbeit und die dort genannte Literatur.

2 Vergl. die treffliche Arbeit Wolkoff's in Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. V, p. 1.

3 Pfeffer in Sitzungsberichten der Gesellschaft zur Beförd. der ges. Naturwiss. für Marburg 1872. 16. Mai.

4 Vergl. Herve Mangon. Comptes rendus 1861. p. 243; Prillieux ibidem 1869. Bd. 169. p. 408.

rsuchen dann gradweise abändern kann, um den Einfluss verschiedener Licht-ensitäten auf die Vegetation zu studiren.

Gehen wir nun zu den vorliegenden Beobachtungen über, so sind die von olkoff gemachten die einzigen eigentlich messenden. Mit Hilfe der von Bunsen d Roscoe [1]) ausgebildeten photometrischen Methode zeigte er zunächst, dass ensitätsänderungen des bei dieser Methode wirksamen (stark brechbaren) Lichts keinem nachweisbaren Verhältniss zur Gasabscheidung aus (Wasser-) Pflanzen ht; (was von Neuem beweist, dass diese Strahlen nur äusserst wenig auf die nannte Function einwirken, so wenig, dass bei den Versuchen andere Ursachen wahre Beziehung (siehe unten B. 1. b.) verdecken konnten. Indem er ferner e von Tageslicht beleuchtete matte Glastafel als Lichtquelle benutzte, von lcher aus die Pflanzen (Ceratophyllum, Potamogeton, Rannuculus fluitans) ierhalb eines dunklen Raumes in verschiedenen Entfernungen das gemischte eisse) Licht erhielten, constatirte er, dass die Gasabscheidung innerhalb gewisser enzen der Lichtintensität nahezu proportional ist [2]). Wahrscheinlich giebt es loch eine bestimmte hohe Intensität der wirksamen Strahlen, bei welcher ein ximum von Gas abgeschieden wird, und über welche hinaus die Function eder abnimmt oder die Pflanze beschädigt wird. Ob dieses Optimum der Licht-ensität jedoch von dem Sonnenlicht, wie es auf der Erdoberfläche erscheint, ion erreicht (oder überschritten wird, lässt sich gegenwärtig nicht sagen. Be-glich der geringsten Lichtintensität, bei welcher noch Gasabscheidung stattfin-t, liegt nur die eine Angabe Boussingaults vor, dass ein Oleanderblatt unmittel-r nach Sonnenuntergang keinen Sauerstoff mehr abschied (Comptes rendus . 68, p. 410).

Das Ergrünen des Chlorophylls der Mono- und Dicotylen findet nicht statt in r Finsterniss, wie man sie in wohlverschlossenen dickwandigen Holz- und Metall-hältern oder in einem fensterlosen Keller wahrnimmt; das Ergrünen beginnt er bei einer Dunkelheit, die dem Auge das Lesen eines Buches kaum noch ge-ttet; steigert sich die Beleuchtung bis zur gewöhnlichen Tageshelle eines sonni-n Sommertages, so nimmt die Geschwindigkeit des Ergrünens zu, und die Fär-ng der Blätter wird dunkler als an weniger hellen Orten auch bei längerer auer. Famintzin zeigte jedoch, dass das Ergrünen étiolirter Keimpflanzen im recten Sonnenlicht langsamer erfolgt, als in diffusem Licht, bei Lepidium sati-m und Zea Mais [3]).

Die zur Chlorophyllbildung noch genügende geringe Lichtintensität reicht zur ssimilation und (Stärkebildung im Chlorophyll nicht hin: Pflanzen (Dahlia, iba, Phaseolus, Cucurbita u. a.), welche unter normalen Verhältnissen im vollen geslicht, aber auch in dem diffusen Licht an der Hinterwand eines Zimmers im mmer rasch ergrünen, bilden doch keine Stärke im Chlorophyll; sie thun es er am Fenster, wo sie im besten Fall kaum die Hälfte des reflectirten Tages-hts und directen Sonnenlichts geniessen; dem entsprechend ist aber auch die ssimilation dieser Pflanzen an einem Fenster viel weniger ausgiebig als im vollen

1) Bunsen und Roscoe. Poggend. Ann. Bd. 108.

2) Man vergl. auch Pfeffer, 1. Heft der Arb. des botan. Inst. Würzburg, p. 41.

3) Famintzin Mélanges biologiques Pétersbourg. T. VI, p. 94 (1866).

Tageslicht im Freien [1]. Eine etwas deutlichere Vorstellung giebt folgendes Versuchsresultat: je vier Pflanzen von Tropaeolum majus aus Samen erwachsen, ergaben im Finsteren und im Schatten des Zimmers nach vollendeter Keimung bei 110 ° C. getrocknet ein geringeres Trockengewicht als die Samen, sie hatten nicht assimilirt und gingen nach Aufzehrung der Reservestoffe zu Grunde, obgleich sie im Zimmerschatten grüne Blätter hatten. Vier andere gleichzeitig gekeimte Pflanzen derselben Art wuchsen drei Monate lang fort, während sie täglich nur 7 Stunden lang das diffuse Himmelslicht an einem Westfenster Vormittags bekamen; sie erzeugten beinahe 5 Gramm Trockensubstanz; vier andere Pflanzen, welche täglich von 1 Uhr nach Mittag bis zum folgenden Morgen am Westfenster standen und dort nach Mittags meist von Sonnenschein getroffen wurden, assimilirten ebenfalls nur 5 Gramm an Trockensubstanz, während in derselben Zeit vier andere Pflanzen, welche Tag und Nacht am Westfenster standen, beinahe 20 Gramm Trockensubstanz erzeugten [2]. — Dass im diffusen Tageslicht am Fenster eines Zimmers in chlorophyllhaltigen Zellen Kohlensäure zersetzt wird, folgt ohne Weiteres aus der Gewichtszunahme der obigen Pflanzen, aber auch dass dies nur mit geringer Ausgiebigkeit geschieht. Dasselbe zeigt die Beobachtung, dass Vallisneria spiralis und Udora canadensis von einem ziemlich kleinen Theil des nördlichen Himmels am hellen Tage beleuchtet, Gasblasen abscheidet; die Blasenentwicklung wird aber im directen Sonnenlicht viel energischer. Bei den meisten im vollen Tageslicht wachsenden Pflanzen, zumal unseren Culturpflanzen wird die Gewichtszunahme durch Assimilation sehr verringert, wenn sie an einem Fenster erzogen werden; im Inneren eines Zimmers pflegen sie endlich bei mangelhafter Assimilation sich durch ihr eigenes Wachsthum zu erschöpfen; jene reicht nicht hin, die dabei und durch Athmung verbrauchten Stoffe zu ersetzen, die Pflanzen verkümmern endlich. Dagegen gehen viele an tiefen Schatten gewöhnte Moose und Waldpflanzen verschiedener Art (z. B. Oxalis Acetosella) zu Grunde, wenn sie dem vollen Tageslicht ausgesetzt bleiben; ob hier aber die Lichtintensität oder die Transpiration zu gross ist, und welche von beiden direct schädlich wirkt, ist nicht entschieden. Stengelglieder, welche in tiefer Finsterniss enorme Längen erreichen, bleiben im Schatten eines Zimmers schon merklich kürzer, noch geringer ist ihre Verlängerung an einem Fenster, am geringsten bei vollem Licht im Freien. Umgekehrt ist es bei den Laubblättern der Dicotylen und Farne; im Finstern oft winzig klein, werden sie im tiefen Schatten schon bedeutend grösser, noch mehr an einem hellen Fenster; hier scheinen sie bei manchen Pflanzen sogar ein Maximum ihres Flächenwachsthums zu erreichen, da sie im Freien kleiner bleiben (Phaseolus, Begonia u. a.) [3].

---

1 Sachs, botan. Zeitg. 1862. No. 47 und 1864, p. 289 ff.

2 Sachs. Experm. Physiol. 1865, p. 21; es ist jedoch zu beachten, dass je kürzer in diesen Fällen die Beleuchtung dauerte, desto länger die Verfinsterung der Pflanzen war, wo sie durch Athmung einen Theil der assimilirten Substanz wieder verloren.

3 Die von Famintzin melanges biologiques, Petersbourg 1866. T. VI, p. 73) gemachte Angabe, dass sich die beweglichen Algen, Chlamidomonas pulvisculus, Euglena viridis und Oscillatoria insignis ebenso vom directen Sonnenlicht, wie von tiefem Schatten hinweg dem Licht mittlerer Intensität zuwenden, wird von Schmidt weiter unten citirt entschieden in [illegible] gestellt; er fand, dass sie sich immer dem Licht grösserer Intensität, auch directem [illegible]ht, zuwenden. Die Beobachtungsmethoden beider Autoren waren indess sehr un[illegible]en.

3) Eindringen der Lichtstrahlen in die Pflanze. Bei Beantwortung mancher Fragen, welche die Abhängigkeit bestimmter Vegetationserscheinungen vom Licht betreffen, kann es von besonderem Interesse sein, zu wissen, wie tief überhaupt Strahlen gegebener Brechbarkeit in das Gewebe eines gegebenen Pflanzentheils eindringen, und mit welcher Intensität die verschiedenen Elemente des Tageslichts in bestimmten inneren Gewebeschichten auftreten. Abgesehen von den unterirdischen Pflanzentheilen, den mit Borke umhüllten Stämmen, den in dichten grossen Blattknospen eingeschlossenen jungen Organen u. dgl., die sich in tiefer Finsterniss befinden, sind die assimilirenden und wachsenden Organe durchleuchtet. Je tiefer das Licht eindringt, desto mehr verliert es an Intensität durch Absorptionen, Reflexionen und Zerstreuung. Dieser Verlust trifft jedoch die verschiedenen Elemente des weissen Lichts in sehr verschiedenem Grade, wie meine 1859 gemachten Untersuchungen [1]), bis jetzt die einzigen auf diesem Gebiet, zeigen. Im Allgemeinen werden die am stärksten brechbaren Strahlen schon in den oberflächlichen Gewebeschichten fast vollständig absorbirt, während das rothe Licht am tiefsten in die Gewebe eindringt; von den verschiedenen Gewebeschichten eines Apfels, einer Kürbisfrucht, eines dicken saftigen Stengels u. dgl. empfängt nur die äusserste, abgesehen von der Spiegelung an der Oberfläche, das unveränderte, auffallende Licht, jede tiefere Schicht wird von einem minder intensiven und von einem anders zusammengesetzten Lichtgemenge als jede vorhergehende durchleuchtet. Diese Veränderung des in die Tiefe des Gewebes eindringenden Lichts wird vorzugsweise durch Farbstoffe, zumal das Chlorophyll, herbeigeführt, welche bestimmte Strahlengruppen besonders stark absorbiren, andere durchlassen und zudem durch Fluorescenz Lichtstrahlen erzeugen, die im auffallenden Licht gar nicht enthalten waren. In welchen Beziehungen jedoch diese Veränderungen des Lichts in den Geweben zu den durch dasselbe hervorgerufenen Functionen stehen, ist bis jetzt nicht genauer bekannt, nicht einmal bezüglich des Chlorophylls, auf welches wir im Anhang zum § 8 zurückkommen. Das eben Gesagte soll den Anfänger überhaupt nur auf die Sache aufmerksam machen; genauere Untersuchungen darüber müssen bei Bearbeitung bestimmter hier einschlägiger Fragen gemacht werden.

B. Specielles.

1) Chemische Wirkung des Lichts in Pflanzen. a) Chlorophyllbildung [2]). Bei der Entstehung der Chlorophyllkörner differenzirt sich das Protoplasma in einen farblosen, zusammenhängenden Theil, der den eigentlichen, beweglichen Zellenleib (Protoplasmakörper der Zelle) darstellt, und in kleinere, discrete, sich grünfärbende Portionen, die jenem farblosen eingelagert bleiben, die Chlorophyllkörner. Dieser Vorgang ist, soweit es sich um die Gestaltung der sich differenzirenden Massen handelt, vom Licht unabhängig, wenigstens bei den Phanerogamen, wo in den Zellen der Laubblätter auch im Finstern die

---

1) Sachs: Ueber die Durchleuchtung der Pflanzentheile. Sitzungsberichte der Wiener Akademie 1860, XLIII und Handbuch der Exper.-Physiol. 1865, p. 6.

2) Sachs, bot. Zeitg. 1862, p. 365 und Exper.-Physiol. p. 318. — Sachs, Flora 1862, p. 213 und 1864, No. 32. — Mohl, bot. Zeitg. 1861, p. 238. — Böhm, Sitzungsber. der Wiener Akademie. Bd. IL. — Sachs, Exper.-Physiol. p. 10. — Man vergl. auch § 6 des vorliegenden Werkes Buch I.

Chlorophyllkörner entstehen. Der chemische Process dagegen, durch welchen der grüne Farbstoff zu Stande kommt, steht in einer verwickelten Beziehung zum Licht. In den Cotyledonen der Coniferen und in den Laubblättern der Farne bildet sich nämlich der grüne Farbstoff (vorausgesetzt, dass die Temperatur hinreichend hoch ist) auch in tiefer Finsterniss sowie unter Lichteinfluss[1]. Bei den Mono- und Dicotylen dagegen bleiben die im Finstern entstandenen Chlorophyllkörner gelb, sie ergrünen aber, sobald sie einem auch nur wenig intensiven Licht ausgesetzt werden; wenn nämlich auch die Temperatur hoch genug ist; und jemehr sich, wie ich gezeigt habe, die Temperatur einem bestimmten Maximum nähert (25—30 ° C.) desto rascher ergrünt das Chlorophyll der Angiospermen am Licht. Vorausgesetzt also, dass die Temperatur günstig ist, bedarf das Chlorophyll der Coniferenkeime und Farnblätter zum Ergrünen des Lichts nicht, das der Angiospermen bedarf des Lichts, bei zu niederer Temperatur unterbleibt das Ergrünen in beiden Fällen (vergl. p. 636).

Nach den vorliegenden Beobachtungen ist anzunehmen, dass alle sichtbaren Regionen des Sonnenspectrums das Ergrünen der étiolirten Chlorophyllkörner der Angiospermen bewirken können, dass aber die dem Auge gelb erscheinenden Strahlen und die beiderseits benachbarten die wirksamsten sind, ähnlich wie bei der Sauerstoffabscheidung aus chlorophyllhaltigen Zellen[2].

b) Die Zersetzung der Kohlensäure in chlorophyllhaltigen Zellen, auf welcher die Assimilation der Pflanzen beruht, und welche sich durch Abscheidung eines dem aufgenommenen Kohlensäurevolumen nahezu gleichen Sauerstoffvolumens äusserlich bemerklich macht, wird bei günstiger Temperatur (p. 636) durch Lichtstrahlen hervorgerufen. Bei submersen Wasserpflanzen tritt das Gas (immer gemengt mit mehr oder weniger Stickgas) aus Wunden, zumal Querschnitten des Stengels in Form von Blasen hervor, deren Geschwindigkeit, d. h. Zahl in der Zeiteinheit, bei constanter Grösse, wie ich und Pfeffer gezeigt haben, selbst für feinere Messungen als Maass benutzt werden kann. Bei Beobachtungen mit Landpflanzen ist es dagegen nöthig, die Blätter in Glasrecipienten mit kohlensäurehaltiger Luft von geeigneter Form und Grösse dem Licht auszusetzen und das Gasgemenge eudiometrisch zu messen.

Die zur Saurestoffabscheidung nöthige geringste Intensität des Lichts ist, nach dem subjectivem Maass der Helligkeit desselben für unsere Augen beurtheilt, eine ziemlich beträchtliche (vergl. A. 2 am Schluss); sie findet jedenfalls schon mit bedeutender Energie im diffusen Tageslicht statt, auch wenn dieses nur von einem kleinen Theil des Himmels zurückgestrahlt wird; scheint aber im directen Sonnenlicht viel stärker.

Die specifische Wirkung der verschieden brechbaren Elemente des Sonnenlichts auf die Sauerstoffabscheidung, oder was dasselbe bedeutet, der einzelnen farbigen Streifen des Sonnenspectrums wurde früher von Draper und in neuester

1) P. Schmidt (Ueber einige Wirkungen des Lichts auf Pflanzen, Dissertation, Breslau 1870) glaubt (p. 22), diese Thatsache wenigstens theilweise bestreiten zu dürfen; seine Versuche beweisen aber nur, dass das im Finstern entstandene Chlorophyll bei langer Dauer der Finsterniss und bei sehr hoher Temperatur (bis 27° R. = 33.7° C.) wieder zerstört wird, wie (?) bei anderen Pflanzen geschieht.

2) Vergl. besonders Guillemin. Ann. des sc. nat. 1857. VII. p. 160.

Zeit wiederholt von Pfeffer genauer untersucht[1]). Die Beobachtungen wurden theils mit Hilfe des Sonnenspectrums, theils hinter farbigen Lösungen, welche Licht von bestimmter Brechbarkeit durchliessen, gemacht; die Gasabscheidung theils eudiometrisch, theils durch Blasenzählungen bestimmt.

Pfeffer zeigt zunächst, »dass jeder Spectralfarbe eine specifisch quantitative Wirkung auf die Assimilationsfähigkeit zukommt, die unverändert bleibt, gleichviel ob die betreffenden Strahlen isolirt, oder mit einigen oder mit allen anderen Strahlen des Spectrums combinirt auf chlorophyllhaltige Pflanzentheile einwirken.«

Aus Drapers, meinen oben citirten und Pfeffers Beobachtungen ging ferner der Satz hervor: »Nur die für unser Auge sichtbaren Strahlen des Spectrums vermögen die Zersetzung der Kohlensäure anzuregen, und zwar leisten bei diesem Process die (dem Auge) am hellsten erscheinenden, die gelben Strahlen, allein fast so viel, als alle übrigen Strahlen zusammengenommen. Die am stärksten brechbaren und auf Chlorsilber u. s. w. sehr energisch einwirkenden Strahlen des sichtbaren Spectrums haben für die Assimilation eine nur sehr untergeordnete Bedeutung.«

Draper brachte in verschiedene Zonen eines mittelst Heliostaten und Krystallprisma entworfenen Spectrums mit kohlensäurehaltigem Wasser gefüllte Glasröhren, in welchem grüne Pflanzentheile sich befanden; sieben solcher Röhren wurden in einer Wasserwanne gleichzeitig der Einwirkung der verschiedenen Regionen des Spectrums exponirt. Die folgende Tabelle enthält das Ergebniss zweier derartiger Versuche.

Theile des Spectrums.	Entbundenes Gas.	
	Versuch I.	Versuch II.
Dunkelroth	0,33	0,0
Roth-Orange	20,00	24,75
Gelb-Grün	36,00	43,75
Grün-Blau	0,10	4,10
Blau	0,0	1,00
Indigo	0,0	0,0
Violett	0,0	0,0

Pfeffer experimentirte vorwiegend mit Blättern von Prunus Laurocerasus und Nerium Oleander, die sich in kohlensäurehaltiger Luft (mit Quecksilber abgesperrt) innerhalb geeigneter Glasrecipienten befanden und das durch farbige Lösungen gegangene (spectroskopisch geprüfte) Sonnenlicht erhielten. Aus 64 Versuchen ergiebt sich folgendes Resultat: wird die Gasabscheidung in dem durch eine Wasserschicht von gleicher Dicke (wie sie die farbigen Lösungen besassen) gegangenen Licht = 100 gesetzt, so sind die angegebenen Zahlen die entsprechenden Quantitäten zersetzter Kohlensäure in Licht, welches durch die genannten Lösungen gegangen ist.

---

1) Draper Ann. de chimie et de physique 1844, p. 214 ff. — Pfeffer, »Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg«. 1. Heft p. 48 (wo auch die gesammte übrige Literatur angegeben ist), ferner Pfeffer in Sitzungsber. der Gesellsch. zur Beförderung der gesammt. Naturwiss. zu Marburg 1872, 16. Mai und bot. Zeitg. 1872, No. 23 ff., wo auch die Arbeit Müllers (botan. Untersuchungen, 1. Heft. Heidelberg 1871) ihre Beleuchtung findet.

Lösung	Durchgegangenes Licht.	Zersetzte Kohlensäure.	
Chroms. Kali . . .	r. o. g. gr. . .	88.6	
Kupferoxydamm. .	gr. bl. v. . .	7.6	
Orseilin	r. o—gr. bl. v. .	53.9	
Anilinviolett . . .	r. o—bl. v. . .	38.9	
Anilinroth . . .	r. o.	32.1	
Chlorophyll . . .	r—o. g. gr. . .	15.9	
Jodlösung . . .	ganz dunkel . .	14.1	Kohlensäure gebildet.

Aus der Vergleichung dieser Zahlenwerthe leitete Pfeffer die Zersetzungsw kung für folgende Regionen des Spectrums ab, wobei ebenfalls die Wirkung weissen Licht Gesammtlicht = 100 gesetzt ist:

für Roth-Orange	32.1
Gelb	46.1
Grün	15.0
Blau-violett	7.6
Summa	100.8

woraus zugleich der oben angeführte erste Satz von Pfeffer hervorgeht.

Werden diese Werthe als Ordinaten auf dem die Abscissenlinie darstellend Sonnenspectrum aufgerichtet, so ergiebt sich, wie die Fig. 146 zeigt, dass d

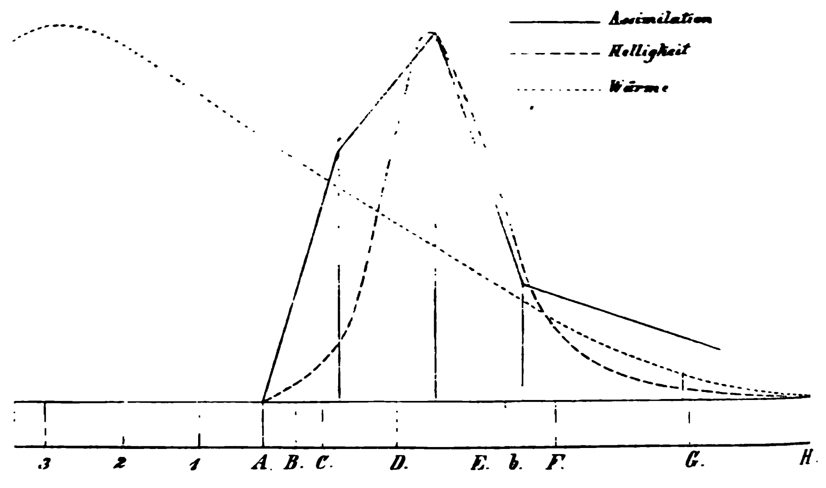


Fig. 146. Graphische Darstellungen der Wirkungen verschieden brechbarer Strahlen auf die Sauerstoffabscheidung verglichen mit ihrer Wirkung auf das Auge und ihrer erwärmenden Kraft: das Sonnenspectrum $A-H$ dient als Abscissenlinie, auf welcher an den betreffenden Stellen die Zahlenwerthe der dreierlei Wirkungen als Ordinaten aufgetragen sind, wodurch die drei Curven entstehen, deren Bedeutung rechts oben in der Fig. erklärt ist.

Curve der gasabscheidenden Lichtwirkungen mit der Curve der subjectiven Helligkeitsgrade derselben Spectralregionen der Hauptsache nach übereinstimmt, dagegen mit der Curve für die Wärmewirkung des Lichts nicht zusammenfällt.

Nachdem Pfeffer noch gezeigt hatte, dass die von mir zuerst angewandte ethode, die Lichtwirkungen bei Wasserpflanzen nach der Zahl der in der Zeitein-it austretenden Gasblasen zu messen, im Wesentlichen dieselben Resultate er-bt, wie die volummetrische Bestimmung der Gase, dass nur die Werthe etwas gross und zwar relativ um so grösser gefunden werden, je geringer die Gas-scheidung ist, wandte er diese Methode dazu an, die Sauerstoffabscheidung ıer kleinen Wasserpflanze (Udora canadensis) in 13 Millim. breiten Regionen ıes sehr intensiven, 23 Ctm. langen Sonnenspectrums zu untersuchen. Es war durch der Vortheil gegeben, dieselbe Pflanze in sehr kurzen Zeitabschnitten un-ttelbar nach einander in allen Regionen des Spectrums bezüglich der Gasab-ıeidung zu prüfen und so verschiedene Beobachtungsfehler zu vermeiden, die i gasometrischen Bestimmungen nothwendig mit unterlaufen oder doch schwer beseitigen sind. Aus zahlreichen auf diese Weise gewonnenen Zahlenreihen geben sich folgende mittlere Zersetzungswerthe für die verschiedenen Regionen s Sonnenspectrums:

Roth	25,4
Orange	63,0
Gelb	100,0
Grün	37,2
Blau	22,1
Indigo	13,5
Violett	7,1

Beachtet man hierbei den obengenannten kleinen Fehler der Gasblasenzäh-ng, so ergiebt sich, dass die Curve der Sauerstoffabscheidung bei Pflanzen mit ›r Helligkeit des Lichts für das Auge noch viel genauer übereinstimmt, als in ›r Fig. 446, die nur aus wenigen, mühsam gewonnenen Daten hergestellt ist.

Da die übrigens bequeme Vergleichung der Helligkeitscurve mit der der uerstoffabscheidung die Aufmerksamkeit auf eine unrechte Bahn leitet und viel-ch zu irrthümlichen Auffassungen geführt hat, so erscheint es zweckmässig das ›hängigkeitsverhältniss, um das es sich hier allein handelt, in angemessener rm folgendermaassen auszudrücken: Die durch das Chlorophyll vermittelte uerstoffabscheidung ist eine Function der Wellenlänge des Lichts der Art, dass ır Licht von Wellenlängen, welche nicht viel grösser als 0,0006866 Mm. und cht viel kleiner als 0,0003968 Mm. sind, die Sauerstoffabscheidung bewirkt. n beiden Extremen ausgehend steigt die Wirkung des Lichts auf die Sauerstoff-scheidung, wenn seine Wellenlänge sich dem Werthe 0,0005889 nähert, wo s Maximum der Wirkung liegt. Oder auch indem wir die mittleren Wellen-ıgen der farbigen Spectralregionen in Hunderttausendteln von Millim. gemessen Grunde legen: die Sauerstoffabscheidung wird von Lichtwellen bewirkt, deren ringste Länge mit circa 39 beginnt; sie steigert sich, wenn diese bis circa 59 eigt, und nimmt wieder ab, wenn die Wellenlänge noch weiter steigt, um bei ıer Länge über 68 fast Null zu werden. Man sieht nun sofort, dass hier ein ınliches Verhalten vorliegt, wie bei der Abhängigkeit der Vegetation von der emperatur, indem wir auch dort (p. 637) fanden, dass die Functionen zuerst it steigender Temperatur steigen, bei einer bestimmten Temperatur ein Maxi-

mum erreichen und bei noch weiterer Steigerung der Temperatur wieder abnehmen[1].

c) Stärkebildung im Chlorophyll[2]. Die im Finstern entstandenen gelben Chlorophyllkörner sind klein, nach ihrem Ergrünen am Licht vergrössern sie sich bedeutend, der Umfangszunahme ihrer Mutterzellen entsprechend; erst nach dem Ergrünen und bei fortgesetzter Einwirkung intensiveren Lichts, also wenn die Bedingungen der Assimilation hergestellt sind, beginnt in den Chlorophyllkörpern die Bildung der (p. 48) erwähnten Amylumeinschlüsse. Werden diese Zellen, deren Chlorophyll am Licht bereits Stärke erzeugt hat, dem Licht wieder entzogen, so löst sich die Stärke zunächst wieder auf, sie verschwindet aus den Chlorophyllkörpern vollständig und um so rascher, je höher die Temperatur ist. Wird das Licht darauf wieder zugelassen, so entsteht von Neuem Stärke in denselben Chlorophyllkörpern, wo sie zuerst entstanden und dann verschwunden war: die Stärkebildung im Chlorophyll ist also eine Function des beleuchteten, die Auflösung der Stärke eine Function des nicht beleuchteten Chlorophylls. Bei länger fortgesetzter Verfinsterung oder Verdunkelung wird gewöhnlich auch das Chlorophyll selbst zerstört: zunächst deformirt, dann aufgelöst, endlich verschwindet es sammt dem farblosen Protoplasma aus den Zellen, bei den Blättern rasch wachsender Angiospermen nach einigen Tagen bei höherer Sommertemperatur; langsam wachsende Cactusstämme und die Sprosse der Selaginellen dagegen bleiben im Finsteren selbst Monate lang grün.

Die Auflösung und Wiederbildung der Stärke im Chlorophyll, die ich zuerst am Phanerogamenblättern nachgewiesen habe, lässt sich viel leichter bei einfach gebauten Algen, wie Spirogyra wiederholen, die man daher zu Beantwortung specieller hier einschlägiger Fragen bequem benutzen kann. Nachdem ich gezeigt hatte, dass die Stärkebildung im Chlorophyll von den Bedingungen der Assimilation abhängt, und dass die Hauptbedingung der letzteren, die Sauerstoffabscheidung, in dem durch doppelt chromsaures Kali gegangenen (aus Roth, Orange, Gelb, zum Theil Grün bestehenden) Licht mit grosser Energie bewirkt wird, während die stärker brechbare Hälfte des Spectrums, das durch Kupferoxydammoniak gegangene Licht (etwas Grün, Blau, Violett, Ultraviolett) nur äusserst geringe Wirkung übt, lag die Folgerung sehr nahe, dass die Stärkebildung in dem erstgenannten Strahlengemenge ähnlich wie im vollen Sonnenlicht, im zweiten Strahlengemenge dagegen in sehr geringem Grade stattfinden müsse. Diese Folgerung wurde von Famintzin[3]) insofern experimentell zum Theil bestätigt, als er fand, dass die Stärkebildung im Chlorophyll der Spirogyren nur in dem gemischten gelben Licht (hinter Kalibichromat) erfolgt, nicht aber in dem gemischten blauen (hinter Cu. ox. amm.), in welchem die schon gebildete Stärke nach ihm sogar verschwindet. Da jedoch in dem gemischten blauen Licht noch eine geringe Sauerstoffabscheidung stattfindet, so konnte man in demselben auch noch eine geringe

1) Demselben Abhängigkeitsgesetze unterliegt offenbar auch die Helligkeitsempfindung des Auges, und darin liegt die Ursache, dass die Helligkeitscurve des Lichts mit der der Sauerstoffabscheidung ähnlich verläuft.

2) Sachs: »Ueber die Auflösung und Wiederbildung des Amylums in den Chlorophyllkörnern bei wechselnder Beleuchtung«, bot. Zeitg. 1864, p. 289.

3) Famintzin: Wirkung des Lichts auf Spirogyra. Mélanges biologiques. Petersbourg 1865. December. T. V und 1867, p. 277.

ırkebildung vermuthen. Die Versuche von Kraus[1]) mit Spirogyra, Funaria, »dea bestätigen dies. Er fand ausserdem, dass im Finstern stärkefrei gewordene irogyren im directen Sonnenlicht schon nach 5 Minuten, im diffusen Tageslicht ch 2 Stunden Stärkebildung im Chlorophyll erkennen lassen; ebenso erzeugte naria in directem Sonnenlicht binnen 2 Stunden, in diffusem Licht in 6 Stunn nachweisbbare Stärkemengen, und ähnlich verhielten sich die Blätter von Eloa, Lepidium, Betula.

2) **Mechanische Wirkungen.** d) **Der Einfluss des Lichts auf e Bewegung des Protoplasma** ist je nach der Natur der letzteren verıieden. Diejenigen Protoplasmabewegungen, welche die Neubildung von Zellen rmitteln, sind vom Licht im Allgemeinen unmittelbar unabhängig (vergl. un- e.), da sie in der grossen Mehrzahl der Fälle im Dunkeln oder in tiefster Finsteıs stattfinden. Die »strömende Bewegung« des Protoplasmas in älteren Zellen ie Rotation und Circulation) findet ebenso in dauernder Finsterniss, wie bei dem ;lichen Wechsel von Tageslicht und Nacht statt; sie findet sich selbst in den ıaren étiolirter, im Finstern neugebildeter Sprosse[2]). Ob in solchen Fällen die schwindigkeit und Richtung der Bewegung, die Vertheilungsweise der Stromlen, die Ansammlung des Protoplasmas an bestimmten Stellen in der Zelle von r Richtung der Lichtstrahlen beeinflusst wird, ist nicht ermittelt. Einen derar;en Einfluss scheint nämlich das Licht auf die Plasmodium von Aethalium ausıüben. Sind diese noch sehr beweglich und zur Sporenbildung noch nicht beit, so treten sie im Finstern auf die Oberfläche der Lohe hervor; im Licht (an nem sonnigen Fenster) kriechen sie wieder in die dunklen Räume der Lohe zuıck; ein Vorgang, den man an einem Tage 2—3 Mal sich wiederholen lassen ann. Erst wenn sich das Plasmodium zu dicken resistenten Massen ansammelt, ıdem es sich zur Sporenbildung vorbereitet, kommt es auch an beleuchteten rten an die Oberfläche, jedoch wie es scheint, nur in frühen Morgenstunden oder ı der Nacht. -

Das die Chlorophyllkörner umhüllende und in Zellen enthaltene Protoplasma rüner Blätter von Moosen, Phanerogamen und in Farnprothallien wird durch die echselnde Intensität der Beleuchtung dazu veranlasst, sich an verschiedenen tellen der Zellwände mehr oder minder stark anzuhäufen und, indem es die hlorophyllkörner mit sich nimmt, auch die Vertheilung desselben im Zellraum ı verändern. Es bleibt einstweilen dahingestellt, ob die Wirkung des Lichts in esem Falle allein das Protoplasma trifft und durch dieses die Chlorophyllrner ganz passiv mit fortgeführt werden, oder ob nicht etwa die Lichtwirkung nächst die letzteren afficirt, um durch ihre Vermittlung erst dem Protoplasma n Impuls zu geben. Jedenfalls scheint so viel gewiss, dass die Chlorophyllkörner sich eine freie Bewegung nicht besitzen und durch das bewegliche Protoplasma ld hier hin, bald dorthin geführt werden. — Famintzin und Borodin[3]) fanden, ss unter dem Einfluss verlängerter Dunkelheit die Chlorophyllkörner verschie-

1) Kraus, Jahrb. f. wiss. Bot. VII, p. 511.

2) Sachs, botan. Zeitg. 1863. Beilage.

3) Böhm, Sitzungsber. der Wiener Akademie 1857, p. 510. — Famintzin, Jahrb. f. wiss. IV, p. 49. — Borodin: Mélanges biologiques. Petersbourg. T. VI. 1867.

dener Moose und Farnprothallien sich an den Seitenwänden der Zellen (ai senkrecht zur Oberfläche des Organs stehenden) ansammeln und dass s darauf folgender Beleuchtung diese Orte verlassen um sich an den freien Oberfläche des Organs zugekehrten Flächenstücken der Zellwände auszubr Prillieux [1]) und Schmidt bestätigen diese Angaben. Die früher von mir (sie 1. und 2. Auflage dieses Buchs) ausgesprochene Ansicht, dass diese Lagen rungen der Chlorophyllkörner durch das Protoplasma vermittelt werden, ihre Bestätigung in den neuen Untersuchungen Franks [2]). Er zeigt, dass da toplasma und mit ihm die grünen Körner sich bei entschieden einseitiger Bel tung an denjenigen Stellen der Zellwände vorwiegend ansammelt, welch den stärksten einfallenden Strahlen getroffen werden, wenn überhaupt die geräumig genug sind, um solche Beleuchtungsunterschiede und Lagenver rungen des Inhalts zuzulassen (Farnprothallien, Sagittariablätter). Die voı oben genannten Beobachtern beschriebenen Wanderungen der Chlorophyll führt Frank auf einen allgemeinen Gesichtspunkt zurück, indem er zeigt, das Protoplasma in derartigen Zellen überhaupt zweierlei Vertheilungsweis nach Umständen anzunehmen fähig ist. Bei der einen Vertheilung, die Epistrophe bezeichnet, sammelt es sich sammt den Chlorophyllkörnern vorwi an den freien, d. h. nicht unmittelbar an andere Zellen stossenden Seite Zellwände, also bei oberflächlichen Zellen mehrschichtiger Organe (Blätte Sagittaria, Elodea, Vallisneria) besonders an der Oberflächenseite, bei einsc tigen Organen (Moosblätter, Prothallien) allein an den oberen und unteren Wandseiten, bei inneren Zellen endlich an den die Intercellularräume begrenz Stellen. Diese Lagerung entspreche den normalen Vegetationsverhältnisser dem völlig entwickelten Zustand der Zellen, vor Erreichung eines zu hohen A — Dagegen nehme das Protoplasma die zweite Vertheilungsform, die Fran Apostrophe bezeichnet, an, wenn es durch ungünstige äussere Umstände b flusst wird; solche treten z. B. ein, an abgeschnittenen, kleinen Gewebsstü bei mangelhafter Athmung, verminderter Turgescenz, niederer Temperatur zu hohem Alter der Zelle, und was hier zunächst interessirt, bei andauer Lichtmangel. Unter diesen Umständen sammle sich das Protoplasma samml Chlorophyllkörnern vorwiegend an den nicht freien Wandstellen, welche mi benachbarten Zellen verwachsen sind. — Das von Borodin [3]) behauptete Eint der Apostrophe auch bei directem Sonnenlicht (bei verschiedenen Phanerog wie Lemna, Callitriche, Stellaria) wird von Frank bestritten, nach ihm ist vielmehr eine Ansammlung an den stärkst beleuchteten Wandstellen (s. ol die auch an den Seiten liegen können.

Diese von Borodin beobachteten, durch das directe Sonnenlicht bewi Ansammlungen der Chlorophyllkörner an den Seitenwänden der Zellen sin offenbar, welche die von Marquard angedeutete, von mir näher beschriebe Erscheinung hervorrufen, dass grüne Blätter (Zea, Pelargonium, Oxalis, N tiana u. v. a.) bei der Insolation schon nach kurzer Zeit heller grün gefärbt

1) Prillieux comptes rendus 1876. LXX, p. 60. — Schmidt a. a. O.
2) Frank, botan. Zeitg. 1872. No. 14, 15 und in Jahrb. f. wiss. Bot. VIII, p. 216 ff.
3) Borodin, mélanges biologiques. Petersbourg 1869. T. VII, p. 50.
4) Sachs, Berichte der math.-physik. Klasse der k. sächs. Ges. der Wiss. 1859.

ıeinen, als im diffusen Licht oder im tiefen Schatten, was besonders dann deut-
h hervortritt, wenn man einzelne Stellen durch ein dicht angedrücktes Blei-
er Stanniolband beschattet; nimmt man letzteres nach 5—10 Minuten hinweg,
erscheint an der beschatteten Stelle eine sattgrüne, an den insolirten Theilen
ıe hellgrüne Färbung; es ist ersichtlich, dass das Gewebe dem Auge um so ge-
:tigter grün erscheinen wird, je gleichmässiger die grünen Körner an den ihm
gekehrten Flächen vertheilt sind, dass es dagegen minder gesättigt erscheint,
:nn die Körner an den Seitenwänden angehäuft sind. — Borodins Beobach-
ıgen bestätigen diese Annahme direct. — Diese verschiedene Gruppirung der
lorophyllkörner bei wechselnder Lichtintensität wird durch die stark brech-
ren allein vermittelt, die minder brechbaren (hellleuchtenden und rothen) wir-
n wie Finsterniss [1]; daher kommt es auch [2], dass, wenn man auf ein im Son-
nschein liegendes Blatt einen Streifen blauen Glases legt, dieser kein Schatten-
d erzeugt, während ein solches unter einem rothen Glastreifen entsteht.

Da nun diese Wanderungen der Chlorophyllkörner durch das farblose Proto-
ısma, dem sie eingelagert sind, vermittelt werden, so dürfte man erwarten,
ss auch das nicht oder nur wenig mit Chlorophyllkörnern versehene Protoplasma
r Haare in ähnlicher Weise von der Lichtintensität und Lichtfarbe beeinflusst
:rde; allein die Angaben von Borscow und Luerssen [3], welche man in diesem
nne wenigstens zum Theil deuten konnte, haben sich bei den Beobachtungen
inke's [4] nicht bestätigt.

An die Protoplasmabewegungen schliesst sich auch das Schwärmen der Zoo-
oren an; ihre Bewegungsorgane, die Cilien, sind, wie man annimmt, selbst nur
ınne Protoplasmafäden, durch deren Schwingungen die Zoosporen zugleich in
ıtation und in fortschreitende Bewegung versetzt werden. Die Rotationsaxe ist
e spätere Wachsthumsaxe; ihr bei der fortschreitenden Bewegung vorausgehen-
s Ende (wo die Spore meist schmäler, hyalin und mit Cilien besetzt ist) wird
ır Basis der Keimpflanze, wenn die Spore zur Ruhe gekommen ist. Zum Licht
eben diese Bewegungen der Zoosporen und die ihnen sehr ähnlichen Schwärm-
ıstände der Volvocineen insofern in einer bestimmten Beziehung, als sie bei ein-
itiger Beleuchtung entweder der Lichtquelle zustreben oder sie fliehen, was
ıeils von der Species, theils vom Alter abzuhängen scheint. Auch hier verhalten
ch nach Cohn die minder brechbaren Strahlen wie Dunkelheit, während die
ewegungsrichtung durch die blauen (und wohl noch stärker brechbaren) be-
immt sind [5].

e) Zelltheilung und Wachsthum [6]. Die erste Anlage neuer Organe
ei höheren, aus Gewebekörpern bestehenden Pflanzen und ihr anfangs mit lebhaf-

---

1) Borodin l. c. und Frank, botan. Zeitg. 1871, p. 238.

2) Wie ich schon 1859 l. c. gezeigt habe.

3) Borscow, mélanges biologiques. Petersbourg 1867. T. VI, p. 312 und Luerssen: Ueber
n Einfluss des rothen und blauen Lichts u. s. w. Dissertation. Bremen 1868.

4) Reinke, botan. Zeitg. 1871. No. 46, 47.

5) Cohn, schles. Ges. für vaterl. Cult. 19. Octbr. 1865; die Thatsache wird jedoch von
hmidt neuerdings in Frage gestellt.

6) Sachs: »Ueber den Einfluss des Tageslichts auf Neubildung und Entfaltung verschie-
ner Pflanzen-Organe.« Botan. Zeitg. 1863. Beilage. Wenn ich hier Zelltheilung und Wachs-
m als wesentlich mechanische Vorgänge betrachte, so ist damit nicht gesagt, dass nicht
h chemische Veränderungen jeden Wachsthumsvorgang begleiten.

ten Zelltheilungen verbundenes Wachsthum findet ganz gewöhnlich
Finsterniss statt; so bei den Wurzeln der Land- und Sumpfpflanzen dei
der Rhizome, die unterirdisch angelegt werden, den Blättern und Blüthe
innerhalb der dichten Knospenumhüllungen entstehen u. s. w. Andererı
nen aber auch Zellbildungen derselben Art unter dem Einfluss des Lich
intensiven Lichts stattfinden, wie das Wachsthum der Wurzeln von Lan
in beleuchtetem Wasser, das der Luftwurzeln der Aroideen (die an d
denden Spitze in hohem Grade durchscheinend sind) zeigt. Die mit Zellt
verbundene Entstehung der Spaltöffnungen und Haare kann in tiefer Fi
und in den Knospenumhüllungen, aber auch am Licht stattfinden, ohn
diesen Fällen ein wesentlicher Unterschied zu bemerken wäre. Ebenso
Cambium der Baumstämme unter völlig undurchsichtigen Umhüllunge
das vieler einjährigen Stengel (z. B. Impatiens) dagegen ist dem durch
saftige Rinde durchscheinenden Licht ausgesetzt, und ähnliche Verhältnis
bei der Bildung und Reife der Samenknospen im Innern durchscheine
ganz opaker Fruchtknoten wieder. Am deutlichsten treten diese Verhältn
hervor, wenn man Sprosse, selbst Blüthen in tiefer Finsterniss aus Knoll
beln, Samen erwachsen lässt, die sonst am Licht sich ausbilden. Die
tretenden relativ kleinen Abnormitäten betreffen nicht die Anlage und e
bildung der Organe, sondern das spätere, nicht mehr mit Zelltheilungen
dene letzte Wachsthum, sowie die Ausbildung des Chlorophylls. Eine B
dieser Vorgänge im Finstern wie im Licht ist natürlich und selbst verstän
dass ein Vorrath von assimilirten Reservestoffen vorhanden sei, auf der
die Bildung neuer Zellen erfolgen kann; für die Knospen der höheren
aber sind die Knollen, Zwiebeln, Rhizome, Stammtheile, Samenlappen
sperme solche Reservestoffbehälter, nach deren völliger Entleerung da
thum im Finstern aufhört, im Licht aber fortdauert, weil hier die Assin
organe neues Material erzeugen. Diese Beziehung des mit Zelltheilungen
denen Wachsthums zur Assimilation tritt besonders deutlich bei einfach
Algen (Spirogyra, Vaucheria, Hydrodictyon, Ulothrix u. a.) hervor, w
Tage unter Mitwirkung des Lichts assimiliren, aber Nachts allein oder vo
ihre Zelltheilungen stattfinden lassen; in der Nacht werden auch die Sc
sporen gebildet, die erst mit Eintritt des Tageslichts ausschwärmen. A
manchen Pilzen (wie Pilobolus crystallinus) findet die Sonderung des Pr
mas des Sporangiums in zahlreiche Sporen nur während der nächtlichen I
heit statt, bei Zutritt des Lichts werden die Sporen ausgeschleudert. — W
also bei den grösseren Gewebepflanzen die Vertheilung von Assimilation u
arbeitung der assimilirten Stoffe zur Zellbildung eine vorwiegend räumlic
sie bei den kleinen durchscheinenden Pflanzen ohne verdunkelnde Umhül
an den Bildungsorten, eine vorwiegend zeitliche. Wir haben hier einen F
Theilung der physiologischen Arbeit, der uns zeigt, dass dieselben Zellen,
mit chemischer Arbeit (Assimilation) beschäftigt sind, nicht gleichzeitig die r
nische Arbeit der Zellbildung ausführen; beide Arbeiten werden bei h
Pflanzen auf verschiedene Orte, bei sehr einfachen auf verschiedene Zeite
theilt. Vorausgesetzt, dass assimilirte Reservestoffe vorha
sind, können Zelltheilungen also im Licht wie im Finstern s
finden; ob es vielleicht specifisch eigenthümliche Fälle giebt, wo das Li

lltheilung hindert oder befördert, ist nicht sicher bekannt. Für einen solchen ll könnte man es halten, wenn die Farnsporen und Marchantiaknospen[1]) im ıstern nicht, wohl aber im Licht keimen; allein Borodin zeigte, dass zu diesem achsthumsvorgange ausschliesslich die minder brechbaren Strahlen nöthig sind, ihrend gemischt blaues Licht (durch Kupferoxydammoniak gegangen) wie tiefe ısterniss wirkt. Da nun aber die minder brechbaren Strahlen, wie wir sehen ;rden, für das Wachsthum unmittelbar wie Abwesenheit des Lichts sich verhal-ı, dagegen die Assimilation bewirken, so darf man annehmen, dass die genann-ı Sporen und Brutknospen gewisse Stoffe zum Wachsen nicht enthalten, die st durch Assimilation gebildet werden müssen, damit die Keimung stattfinden nne. Dagegen bleibt es bis jetzt unerklärt, worauf es beruht, dass viele Stämme B. von Cacteen, Tropaeolum, Hedera u. v. a.) in dauernder Finsterniss Wur-ln bilden, die bei gewöhnlicher Beleuchtung nicht auftreten; ob hier Feuchtig-itsverhältnisse eine Rolle spielen, ist ungewiss aber nicht unwahrscheinlich.

Wenn die jungen Organe aus dem Knospenzustand hervortreten, so beginnt ı lebhaftes Wachsthum, welches vorwiegend durch Wasseraufnahme in die llen und entsprechendes Flächenwachsthum der Zellenwände vermittelt wird, ihrend Zelltheilungen nur nebenbei oder gar nicht mehr auftreten. Dieser Vor-ng, die sogenannte Streckung der Organe, vollzieht sich bei oberirdischen ;ngeln und Blattgebilden unter dem Einfluss des Tageslichts, welches in die rchscheinenden, wasserreichen Gewebe tief eindringt. Um nun die Grösse des nflusses zu beurtheilen, den das Tageslicht auf diese Wachsthumsvorgänge übt, aucht man nur von gleichartigen Keimpflanzen oder Sprossen die einen in uernder tiefer Finsterniss, die anderen bei dem Wechsel von Tag und Nacht ımal im Hochsommer) wachsen zu lassen. Abgesehen davon, dass das Chloro-ıyll sich im Finstern (mit den oben genannten Ausnahmen) nicht grün färbt, ndern gelb bleibt, treten meist auffallende Formunterschiede der im Finstern wachsenen Pflanze auf, die man als étiolirte bezeichnet. Im Allgemeinen wer-n die Internodien der étiolirten Pflanzen viel länger als bei normalem Wuchs, ch die langen und schmalen Blätter der Monocotylen verhalten sich ähnlich; ıgegen die Blattspreiten der Dicotylen und Farne gewöhnlich (nicht immer) sehr ein bleiben und ihre Knospenlage unvollständig verlassen oder eigenthümliche ınormitäten der Ausbreitung zeigen; Verhältnisse, welche im 4. Kapitel aus-hrlicher beleuchtet werden sollen. — Es bedarf aber nicht des Gegensatzes von ıolirten und grünen (normalen) Pflanzen, um die Einwirkung des Lichts auf das achsthum zu constatiren; vergleicht man gleichartige Pflanzen, von denen die ıen in mehr oder minder tiefem Schatten, die anderen im Tageslicht erwachsen ıd, so machen sich die angegebenen Unterschiede noch immer sehr deutlich, n Lichtintensitäten entsprechend abgestuft, geltend. Verschiedene Pflanzen-ten werden aber von dem Étiolement in verschiedenem Grade getroffen; die ngen Internodien der Schlingpflanzen, die schon unter normalen Verhältnissen hr lang werden, erreichen im Finstern keine viel grössere Länge, und manche ätter von Dicotylen, wie z. B, die an Runkelrüben austreibenden, werden auch ı Finstern ziemlich gross; während sich z. B. an den abnorm verlängerten In-

[1]) Borodin, mélanges biologiques. Petersbourg 1867. T. VI. — Pfeffer, Arbeiten des bot. stituts in Würzburg. I. 1871. p. 80.

ternodien etiolirter Kartoffeltriebe nur ausserordentlich kleine Laubblätter bilden. Merkwürdigerweise erstreckt sich, wie ich gezeigt habe[1] das Étiolement nicht auf die Blüthen: so lange ausreichende Quantitäten von assimilirten Baustoffen vorhanden sind, oder durch grüne Blätter, die sich am Licht befinden, erzeugt werden, entstehen auch in tiefster, dauernder Finsterniss Blüthen von normaler Grösse, Form und prachtvoller Färbung, deren Pollen und Samenknospen befruchtungsfähig sind und reife Früchte mit keimfähigen Samen erzeugen. Nur die sonst grünen Kelchtheile bleiben farblos oder gelb. Um sich von dem eben Gesagten zu überzeugen genügt es, Tulpenzwiebeln, Rhizome von Iris u. dgl. in Töpfe eingepflanzt, in tiefer Finsterniss austreiben zu lassen: neben völlig étiolirten Blättern erhält man ganz normale Blüthen. Oder man führt die fortwachsende Knospe eines mit mehreren Laubblättern versehenen Stengels von Cucurbita, Tropaeolum, Ipomaea u. dgl. durch ein enges Loch in einen undurchsichtigen Kasten ein, während die aussen bleibenden Laubblätter einem möglichst intensiven Licht ausgesetzt werden; die Knospe entwickelt im Finstern einen langen farblosen, mit kleinen gelben Blättern besetzten Spross und zahlreiche Blüthen, die abgesehen von der Färbung des Kelches in jeder Beziehung normal gebildet und gefärbt sind[2]; der ungemein auffallende Anblick solcher abnormer Sprosse mit normalen Blüthen zeigt schlagend, wie ganz verschieden der Einfluss des Lichtes auf das Wachsthum verschiedener Organe derselben Pflanze ist.

Der retardirende Einfluss des Lichts auf das Wachsthum der Sprossaxen macht sich schon in kurzer Zeit geltend, und es wird, wie ich kürzlich gezeigt habe[3] durch den Wechsel von Tag und Nacht (bei nahezu constanter Temperatur) ein periodisches Auf- und Abschwanken der Wachsthumsgeschwindigkeit bewirkt, welches sich in der Weise geltend macht, dass das wachsende Internodium am frühen Morgen gegen Sonnenaufgang ein Maximum seiner stündlichen Zuwachse zeigt, die sich aber mit Eintritt des Tageslichtes sofort verringern, bis Mittag oder Nachmittag abnehmen und nun ein Minimum ihrer Grösse erreichen, um von hier aus wieder bis zum Morgen zuzunehmen, wo sie von Neuem ein Maximum erreichen.

Wo die Blätter étiolirter Pflanzen viel kleiner bleiben als im normalen Zustand, könnte man nun umgekehrt erwarten, dass sie am Tage viel rascher wachsen als in der Nacht, dass also die Mechanik ihres Wachsthums bezüglich des Lichts derjenigen der Internodien entgegengesetzt sich verhalte. Diese Folgerung wäre indessen zu rasch; denn man könnte einwenden, dass die normalen Blätter am Tage assimiliren und in der Nacht vorwiegend wachsen[4].

Zu den bekanntesten Erscheinungen, welche an Pflanzen durch das Licht hervorgerufen werden, gehört die Thatsache, dass sich wachsende Stengel und Blattstiele, wenn sie von verschiedenen Seiten her verschieden stark beleuchtet sind, nach der Seite hinkrümmen, d. h. auf der Seite concav werden, welche von dem intensivsten Licht getroffen wird. Die Krümmung wird dadurch hervorge-

1) Sachs, bot. Zeitg. 1863, Beilage und 1865, p. 117.

2) Zuweilen treten neben normalen auch abnorme Blüthen im Finstern auf, worüber meine Exp.-Physiol. 1865, p. 35 zu vergleichen ist.

3) Sachs im 2. Heft der Arbeiten des botan. Instituts in Würzburg 1872.

4) Vergl. unten Kapitel IV, § 20.

ı, dass die stärker beleuchtete Seite langsamer als die Schattenseite in die
e wächst und Pflanzentheile, welche diese Reaction auf Licht zeigen, werden
otropische[1]) genannt. Es leuchtet ein, dass aus der heliotropischen
ımung gegen die stärker beleuchtete Seite hin umgekehrt geschlossen wer-
larf, dass das betreffende Organ, wenn es von allen Seiten verdunkelt würde,
ıer wachsen müsste, als bei intensiverer Beleuchtung. Wenn man daher
ıchtet, dass Blätter, manche Wurzeln, Pilze, Algenschläuche (wie Vau-
a) u. s. w. heliotropische Krümmungen machen, so folgt daraus, dass das
ihr Wachsthum verlangsamt. — Dass dieser Heliotropismus nicht etwa durch
hlorophyll vermittelt wird, zeigt die Thatsache, dass auch chlorophyllfreie
ne, wie manche Wurzeln, ferner Pilze, wie die Perithecien von Sordaria fimi-
(nach Woronin) die Träger der Hüte von Claviceps (nach Duchartre)[2]) und
ose étiolirte Stengel sich der stärkeren Lichtquelle zuneigen. — Da die meisten
tropischen Organe in hohem Grad durchscheinend sind, das Licht also, wel-
die Vorderseite trifft, noch mit einiger Intensität auch bis zur Hinterseite
ingt, während diese auch von schwächerem einfallendem Licht getroffen wird,
gt daraus, dass auch unbeträchtliche Differenzen der Lichtintensität, welche
order- und Hinterseite treffen, die heliotropische Krümmung, d. h. die Diffe-
des Längenwachsthums bewirken[3]). — Lässt man Pflanzen mit heliotro-
en Organen in Kästen wachsen, welche von einer Seite her Licht empfangen,
n einem Fall durch eine Lösungsschicht von doppelt chromsaurem Kali, im
ren Falle durch eine solche von Kupferoxydammoniak gegangen ist, so bleiben
nternodien der ersteren ganz gerade und sie verlängern sich beträchtlich,
n tiefer Finsterniss, wogegen die in dem gemischt blauen Licht geringeres
enwachsthum und zugleich sehr kräftige heliotropische Krümmungen zeigen.
lgt daraus, dass nur die Strahlen hoher Brechbarkeit, die blauen, violetten,
violetten die Krümmung bewirken, das Wachsthum verlangsamen[4]).

Neben der grossen Zahl von Organen, welche sich bei ungleichseitiger Be-
ıtung auf der stärker beleuchteten Seite concav krümmen, giebt es auch eine
geringere Anzahl von solchen, die sich entgegengesetzt krümmen, d. h. auf
chattenseite concav werden. Um den Unterschied zu bezeichnen, nennt man
positiv, diese negativ heliotropisch.

Wie der positive, so kommt auch der negative Heliotropismus sowohl an
ophyllhaltigen, wie an farblosen Organen vor; zu jenen zählen z. B. die

---

1) Ausführlicheres über den Heliotropismus in 4. Kapitel.

2) Duchartre comptes rendus 1870. Bd. LXX, p. 779.

3) Es ist dabei jedoch zu beachten, dass bei chlorophyllhaltigen Organen das ein-
de Licht auf der Vorderseite seine stark brechbaren Strahlen verliert, die allein wirksam
und bis zur Hinterseite nur die wenig brechbaren durchscheinen, wie oben gezeigt
e.

4) Vergl. Sachs: Botan. Zeitg. 1865. Wirkungen farbigen Lichts auf Pflanzeu, wo auch
iteratur zusammengestellt ist. — Ich halte den Versuch mit absorbirenden Flüssigkeiten
ntscheidender als den mit dem Spectrum, in welchem nach Guillemin nicht nur alle
len heliotropisch wirken, sondern auch eine seitliche, gegen das Blau des Spectrums
richtete Krümmung auftritt. Das Spectrum, wenn hinreichend lichtstark, ist gewiss
ıls frei von diffusem weissem Licht, welches auch schon bei äusserst geringer Intensität
leliotropismus hervorruft.

grünen Ranken von Vitis, Ampelopsis [1]), zu diesen die farblosen Wurzelhaare von Marchantia [2]), die Luftwurzeln der Aroideen und Orchideen, des Chlorophytum Gayanum sowie mancher Dicotylen, wie Brassica Napus und Sinapis alba u. a. [3]). — Aus dem Satze, dass der positive Heliotropismus auf einer Verlangsamung des Längenwachsthums der stärker beleuchteten Seite beruht, könnte man ohne Weiteres folgern, dass umgekehrt der negative Heliotropismus durch stärkeres Wachsthum der stärker beleuchteten Seite bewirkt würde. Nimmt man die Erscheinungen, so wie sich dieselben unmittelbar darbieten, so ist dieser Ausdruck auch richtig; allein bei genauerer Betrachtung der hier mitwirkenden Umstände treten manche Bedenken hervor, die erst im 4. Capitel erörtert werden sollen. Hier sei nur vorläufig erwähnt, dass nach einer von Wolkoff aufgestellten Theorie zweierlei Möglichkeiten vorliegen: sehr durchscheinende Organe, wie die Wurzelspitzen von Aroideen und Chlorophytum brechen das eintretende Licht so, dass die Schattenseite des Organs selbst intensiver beleuchtet werden kann als jene: demnach wäre nach Wolkoff die Schattenseite solcher Organe die thatsächlich stärker beleuchtete, und wenn diese nun bei der negativ heliotropischen concav wird, so wäre dies also nur ein besonderer Fall des positiven Heliotropismus. In anderen Fällen aber, wie bei Epheu und bei Tropäolum majus sind die Internodien in der Jugend positiv, im Alter, vor Aufhören des Längenwachsthums negativ heliotropisch und Wolkoff vermuthet, dass hier die auf der Lichtseite convexe Krümmung nur durch stärkere Assimilation und dem entsprechend durch länger dauerndes Wachsthum vermittelt wird, also durch Ernährungsursachen, die erst secundär die Mechanik des Wachsthums afficiren. Der Erfolg der darüber unternommenen Untersuchung wird lehren, ob die anscheinend plausible Theorie des negativen Heliotropismus richtig ist.

f) Wirkungen des Lichts auf Gewebespannung [4]) der Bewegungsorgane beweglicher Blätter. Die Blätter der Leguminosen, Oxalideen, Marantaceen, Marsilaceen u. a. tragen ihre Blattflächen auf modificirten Stielen, die ihnen als Bewegungsorgane dienen, indem sich diese unter verschiedenen äusseren und inneren Einflüssen auf- oder abwärts krümmen und so den von ihnen getragenen Blattflächen verschiedene Stellungen geben. Sind diese Pflanzen constanter Finsterniss ausgesetzt, so erfolgen die genannten Krümmungen periodisch abwechselnd aufwärts und abwärts, veranlasst durch innere Veränderungen. Auf diese periodisch beweglichen Organe übt das Licht insofern einen unmittelbaren Einfluss, als jede Steigerung seiner Intensität dahin strebt, den Blattflächen eine ausgebreitete Stellung (Tagsstellung), jede Verminderung der Lichtintensität ihnen aber eine auf- oder abwärts zusammengeschlagene Lage zu geben. Diese früher von mir als paratonische Lichtwirkung bezeichnete Reizung, ist nicht die Ursache der periodischen Bewegungen, sie wirkt vielmehr der durch innere Kräfte vermittelten Periodicität entgegen. Bei den meisten periodisch beweglichen Blättern ist der paratonische Einfluss des Lichts so stark, dass er die periodischen

1) Knight in philosophical transactions. 1812. Part. I, p. 314.
2) Pfeffer in Arb. des bot. Instituts Würzburg 1871. I. Heft, 2. Abh.
3) Literatur darüber vergleiche in meiner Exper.-Physiol. p. 41.
4) Vergl. Sachs: Ueber vorhergehende Starrezustände u. s. w. Flora 1863. — Weiteres im 4. Kap. unten.

Bewegungen hindert und ihnen dafür eine von Tag und Nacht abhängige Periode aufnöthigt; bei den Seitenblättchen von Hedyserum gyrans dagegen sind die inneren Ursachen der periodischen, rasch aufeinanderfolgenden Schwingungen so kräftig, dass sie die paratonische Reizung überwinden; diese Blättchen machen daher auch trotz der wechselnden Beleuchtung bei hoher Temperatur ihrer Bewegungen auf- und abwärts. — Betreffs der Brechbarkeit der Lichtstrahlen, welche die paratonische Reizung bewirken, scheint aus meinen älteren Versuchen [1]) hervorzugehen, dass es die stark brechbaren allein sind, während sich die rothen wie Dunkelheit verhalten.

Das Licht übt aber nicht nur diesen unmitttelbaren Einfluss auf die Stellung der Bewegungsorgane, vielmehr hängt auch der bewegliche Zustand selbst in mittelbarer Weise von dem Licht ab. Sowohl die periodische Bewegung, wie auch die Empfindlichkeit für paratonische Reizung und bei den Mimosen für Erschütterung, also die Beweglichkeit überhaupt, geht den Blättern verloren, wenn sich die Pflanzen längere Zeit (Tage lang) im Finstern befinden: d. h. sie werden durch dauernde Finsterniss starr. Aus diesem Starrezustand treten sie **nicht** unmittelbar wieder heraus, wenn sie nun dem Licht wieder ausgesetzt werden, vielmehr muss dieses längere Zeit (Stunden bis Tage lang) einwirken, um den beweglichen Zustand den ich als **Phototonus** bezeichnet habe, wieder herbeizuführen; nur in diesem Zustand sind die Blätter beweglich, für Aenderungen der Lichtintensität (und für Erschütterung) empfindlich. — Von den heliotropischen Krümmungen wachsender Organe unterscheiden sich die paratonischen Lichtreizkrümmungen völlig ausgewachsener Bewegungsorgane dadurch, dass sie 1) an den Phototonus gebunden sind, jene nicht; 2) dass sie immer in einer durch die bilaterale Organisation bestimmten Ebene stattfinden, während die Ebene der heliotropischen Krümmung nur von der Richtung der Lichtstrahlen abhängt.

Nachträge und Erläuterungen.

a) **Optische Eigenschaften des Chlorophyllfarbstoffes.** Werden chlorophyllhaltige Pflanzentheile wiederholt mit Wasser ausgekocht, dann bei nicht zu hoher Temperatur rasch getrocknet und pulverisirt, so gewinnt man ein bequemes Beobachtungsmaterial, welches sich lange unverändert aufbewähren lässt. Aus diesem Pulver lässt sich nun der grüne Farbstoff mit Alkohol, Aether, fettem Oel ausziehen. Die grüne Lösung wird durch Einwirkung des Lichts um so rascher verändert, je intensiver dieses ist, besonders stark und rasch wirken die minder brechbaren Theile des Spectrums; sie nimmt dabei einen schmutzig bräunlich grüngelben Ton an, indem sich der grüne Farbstoff »modificirt« oder »verfärbt«.

Wird das durch eine nicht allzu dicke und nicht allzu dunkle Schicht der rein grünen Losung hindurch gegangene Sonnenlicht durch ein Prisma zerlegt, so erhält man ein höchst charakteristisches Spectrum, in welchem Strahlen von sehr verschiedener Brechbarkeit um so stärker verdunkelt (absorbirt) erscheinen, je dunkler die Lösung oder je dicker ihre Schicht ist. Dieses Chlorophyllspectrum ist vielfach Gegenstand der Untersuchung gewesen, von denen die neuesten und umfassendsten die von Kraus sind, dessen Darstellung ich das Folgende entlehne [2]).

1) Sachs: Ueber die Bewegungsorgane von Phaseolus und Oxalis. Botan. Zeitg. 1857, p. 811 ff.

2) Kraus, Sitzungsber. der phys.-medic. Societat in Erlangen. 7. Juni und 10. Juli 1871. — Vergl. ausserdem Askenasy, bot. Zeitg. 1867, p. 225. — Gerland und Rauwenhoff Archives neerlandaises, T. VI, 1871 und Gerland Poggend. Ann. 1871, p. 585.

Das Spectrum einer alkoholischen, unveränderten Chlorophylllösung zeigt sieben Absorptionsbänder, von denen vier schmale (Fig. 447 oben *I, II, III, IV*) in der minder brechbaren (ersten) Hälfte, drei breite (*V, VI, VII*) in der stärker brechbaren (zweiten) Hälfte liegen. Die letzteren, nur in sehr verdünnten Lösungen als gesonderte Bänder sichtbar, fliessen schon bei den gewöhnlich untersuchten Lösungen mittlerer Concentration zu einer continuirlichen Absorption der ganzen zweiten Hälfte des Spectrums zusammen.

Die Bänder *I, II, III, IV* liegen im Roth, Orange, Gelb und Gelbgrün; das beiderseits scharf begrenzte, tief schwarze Band *I* zwischen den Fraunhoferschen Linien *B* und *C*; die drei anderen, beiderseits abgeschattet, sind nach der Reihenfolge ihrer Nummern von abnehmender Stärke. Zwischen diesen Bändern *I—II—III—IV* ist das Licht verdunkelt und zwar wiederum nach der Reihenfolge der Nummern schwächer, d. h. schwächer verdunkelt zwischen *II—III* als zwischen *I—II* u. s. w. Vor *I* geht das Licht ungehindert durch.

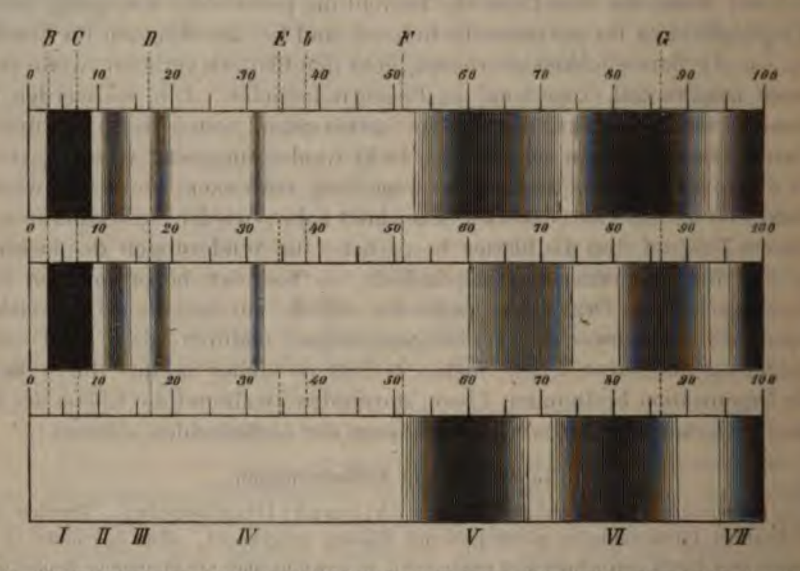


Fig. 447. Absorptionsspectren des Chlorophyllfarbstoffes nach Kraus. Das obere Spectrum ist das des alkoholischen Extracts grüner Blätter, das mittlere des in Benzol löslichen blaugrünen Bestandtheils, das untere des gelben Bestandtheils. Die Absorptionsstreifen der beiden oberen sind im minder brechbaren Theil *B—E* nach einer mehr concentrirten, im stärker brechbaren Theil nach einer minder concentrirten Lösung angedeutet. Die Buchstaben *A—G* bedeuten die bekannten Fraunhoferschen Linien des Sonnenspectrums, die Zahlen *I—VII* nummeriren nach Kraus die Absorptionsstreifen vom rothen zum violetten Ende fortschreitend, die Striche 0—100 theilen die Länge des Spectrums in 100 gleiche Theile.

Die Bänder *V—VII* in der zweiten Hälfte sind alle beiderseits abgeschattet; No. *V* liegt hinter der Fraunhoferschen Linie *F*, das in der Mitte dunkle *VI* vor und auf der Linie *G*; als Band *VIII* wird die totale Asorption des violetten Endes bezeichnet.

Dieses Spectrum wurde ganz identisch bei allen untersuchten Mono- und Dicotylen, Farnen, Moosen und Algen gefunden.

D a s S p e c t r u m l e b e n d e r B l ä t t e r stimmt in den Hauptmerkmalen mit dem der Lösung überein [1]). Die Bänder *I—V* werden nach Kraus bei allen gewöhnlichen Blättern (Di- und Monocotyledonen, Farne) leicht wahrgenommen, ein constanter Unterschied gegen das Spectrum der Lösung besteht jedoch darin, dass alle Bänder weiter gegen das rothe Ende hingerückt sind; was Kraus noch besonders mit dem Mikrospectralapparat von

1) Weitere Zeugnisse für diese sehr wichtige Thatsache bei Gerland und Rauwenhoff l. c. p. 604; es ist nicht wohl zu begreifen, wie einige Physiker das Gegentheil behaupten mögen

Browning constatirte. Die Verrückung des Absorptionsspectrums geschieht, wie er zeigt, in Uebereinstimmung mit einer allgemeinen Regel, nach welcher die Absorptionsbänder um so weiter gegen das rothe Ende hinrücken, je dichter (»specifisch schwerer«) das Lösungsmittel des Forbstoffs ist. Es würde daraus folgen, dass der grüne Farbstoff in der farblosen Grundmasse der Chlorophyllkörner in einer Weise vertheilt ist, die sich als Lösungszustand betrachten lässt; auf keinen Fall darf der in lebenden Zellen enthaltene Chlorophyllfarbstoff als »fest« bezeichnet und dem aus der verdunsteten Lösung zurückbleibenden Rest gleichgestellt werden.

Schüttelt man eine alkohlolische Chlorophylllösung (die aber nach Conrad sehr wasserhaltig sein muss) [1]) mit einem beliebigen, z. B. dem doppelten Volumen Benzol, so bilden sich nachher in der Ruhe zwei scharf von einander abgegrenzte Flüssigkeitsschichten, eine untere alkoholische, welche rein gelb gefärbt ist, und eine obere von Benzol, welche blaugrün erscheint. Der Vorgang ist nach Kraus ein dialytischer; in der gewöhnlichen Chlorophylllösung sind nach ihm zwei Farbstoffe vorhanden, ein blaugrüner und ein gelber, beide in Alkohol und in Benzol in sehr verschiedenem Grade löslich [2]).

Das Chlorophyllspectrum ist nun nach Kraus ein Combinationsspectrum, d. h. es entsteht durch Uebereinanderlagerung der beiden Schichten des blaugrünen uud des gelben Farbstoffes. Der blaugrüne Farbstoff giebt die vier schmalen Absorptionsbänder in der ersten Hälfte des Spectrums (Fig. 447 das mittlere Spectrum) und zum Theil den auf *G* liegenden Streifen *VI* im zweiten Theil. Von dem gelben Farbstoff, der nur in der zweiten Hälfte des Spectrums Absorptionsbänder hat, rührt der Streifen *V* her (die unterste Figur). Der Streifen *VI* des Chlorophylls entsteht durch theilweise Uebereinanderlagerung entsprechender Streifen im Gelb und Blaugrün, die sich aber nicht vollständig decken; beide Farbstoffe zugleich erzeugen die Absorption am violetten Ende.

Der gelbe Farbstoff, löslich in Alkohol, Aether, Chloroform, nicht in Wasser, wird durch Zusatz von Salz- oder Schwefelsäure (wie bereits Micheli zeigte) zuerst smaragdgrün, dann spangrün, endlich indigoblau; das Spectrum des auf diese Weise grün gewordenen gelben Stoffes zeigt ganz andere Absorptionen als das Chlorophyll. Seinem Spectrum nach ist der gelbe Farbstoff des Chlorophylls identisch mit dem der meisten gelben Blumen (z. B. Ranunculus, Mimulus, Gentiana lutea, Brassica, Taraxacum, Matricaria u. a.), der auch in den eben genannten Reactionen damit übereinstimmt; ebenso der gelbe Farbstoff der Früchte und Samen (Euonymus, Solanum, Pseudocapsicum u. a.). Dieser gelbe Farbstoff ist gleich dem Chlorophyll an Protoplasma gebunden; verschieden davon ist der als Lösung in den Zellen vorhandene, z. B. bei Dahliablüthen; dieser ist im Wasser löslich und giebt nicht ein aus Bändern combinirtes Spectrum, sondern eine continuirliche Absorption des Blau und Violett; verschieden ist ferner der ebenfalls in Alkohol lösliche Farbstoff einiger orangefarbenen Blumen, z. B. von Eschscholtzia, welcher vor den 3 Bändern des gewöhnlichen gelben Farbstoffs noch ein viertes Band in Blaugrün besitzt. Bei den b u n t e n niederen Organismen sind die vorhandenen in Alkohol löslichen Farbstoffe den beiden des Chlorophylls nicht gleich aber verwandt.

---

1) Kraus gewann eine Chlorophylllösung durch Aufgiessen von Alkohol auf die ausgekochten w a s s e r h a l t i g e n Blätter; Conrad zeigt nun, dass n u r solche wasserhaltige Chlorophylllösungen (Alkohol von 65 % und weniger) die Reaction von Kraus zeigen, dass dagegen eine mit absolutem Alkohol aus getrockneten Blättern gewonnene Lösung mit Benzol versetzt keine Scheidung in Gelb und Blaugrün erfährt.

2) Diess wird jedoch nach Conrads neueren Untersuchungen in Frage gestellt; wird eine Chlorophylllösung in absolutem Alkohol abgedampft, so giebt der Rückstand mit Wasser extrahirt keinen gelben Bestandtheil ab, was dagegen geschieht, wenn die Chlorophylllösung mit wasserhaltigem Alkohol bereitet war. Es ist daher nicht unwahrscheinlich, dass das Chlorophyllgrün durch wasserhaltigen Alkohol eine chemische Zersetzung erfährt, dass aber die beiden von Krauss angenommenen Bestandtheile des Chlorophylls vor der Operation ebenso wenig existiren, wie die von Frémi angenommenen.

Ebenfalls völlig gleich dem gelben Farbstoff des Chlorophylls ist nach Kraus der gelbe Stoff der etiolirten Blätter; das Ergrünen derselben am Licht beruht nach Kraus auf der Bildung des blaugrünen Bestandtheils.

Die Fluorescenz des Chlorophyllfarbstoffes macht sich zunächst darin bemerklich, dass eine hinreichend dunkle, concentrirte Lösung im auffallenden Licht dunkelroth erscheint, während sie im durchfallenden grün aussieht. Viel lebhafter wird das Fluorescenzlicht, wenn man den Kegel convergirender Sonnenstrahlen einer Sammellinse in die grüne Flüssigkeit fallen lässt. Wirft man das Sonnenspectrum auf die Oberfläche einer Chlorophylllösung[1], so zeigt sich, welche Strahlen des Sonnenlichts die Fluorescenz erregen; das rothe Leuchten beginnt dann kurz vor der Linie *B* des Sonnenspectrums und erstreckt sich mit der gleichen rothen Färbung aber mit wechselnder Intensität bis über das violette Ende hinaus. Auf dem dunkelrothen Grunde zeigen sich sieben intensivroth leuchtende Streifen, und jeder derselben entspricht genau einem dunkelrothen Streifen im Absorptionsspectrum des Chlorophylls, sowohl nach der Lage wie nach der Stärke. Wird das von der Chlorophylllösung erregte Fluorescenzlicht selbst durch ein Prisma betrachtet, so zeigt sich, dass es nur aus rothen Strahlen besteht, deren Brechbarkeit mit dem stärksten Absorptionsstreifen des Chlorophylls zwischen *B* und *C* übereinstimmt; demnach ruft jeder die Fluorescenz erregende Strahl im Chlorophyll nur solches Licht hervor, welches dem Absorptionstreifen *I* seiner Brechbarkeit nach entspricht. Ob das in den lebenden Zellen enthaltene Chlorophyll dieselbe Fluorescenz erregt, ist nach den vorliegenden ungenügenden Beobachtungen nicht sicher, aber mit Rücksicht auf die Absorptionserscheinungen und ihren Zusammenhang mit der Fluorescenz wahrscheinlich.

β) Haben die Absorptionsstreifen des Chlorophyllfarbstoffs eine causale Beziehung zur Function der Chlorophyllkörner bei der Zersetzung der Kohlensäure? Diese Frage ist von Lommel in neuerer Zeit auf rein theoretischem Wege bejaht worden, indem er folgende Sätze aufstellte[2]:

»Für die Assimilationsthätigkeit der Pflanzen sind die wirksamsten Strahlen diejenigen, welche durch das Chlorophyll am stärksten absorbirt werden und zugleich eine hohe mechanische Intensität (Wärmewirkung) besitzen; es sind dies die rothen Strahlen zwischen *B* und *C*.« — Ein Blick auf die oben p. 653 und p. 655 angeführten, sorgfältig gewonnenen Zahlen zeigt aber, dass diese theoretische Schlussfolgerung unrichtig ist. Wenn der Satz von Lommel richtig wäre, so müsste man bei Beobachtung im Sonnenspectrum an der Stelle *B*—*C* ein Maximum der Sauerstoffabscheidung wahrnehmen[3], was, wie Pfeffer gezeigt hat, durchaus nicht der Fall ist. — Der zweite von Lommel ausgesprochene Satz lautet; »Die gelben Strahlen können trotz ihrer ziemlich grossen mechanischen Intensität nur schwach wirken, weil sie nur in geringem Maasse absorbirt werden; dasselbe gilt von den Orangefarben und grünen Strahlen.« Auch dieser Satz widerspricht ganz direct den Beobachtungen, da gerade diese Strahlen die wirksamsten bei der Sauerstoffabscheidung sind. Lommel sagt zwar (p. 584), »dieser Schluss sei unrichtig«; dass ist jedoch kein Schluss, sondern eine direct beobachtete Thatsache. Dass das durch eine Chlorophylllösung gegangene Licht eine nur unbeträchtliche Sauerstoffabscheidung bewirkt, erklärt sich leicht, wenn man beachtet, dass auch das Gelb im Chlorophyllspectrum bedeutend geschwächt ist; dagegen müsste nach Lommels Ansicht hinter einer solchen Lösung, wenn sie die Absorbtionsstreifen sehr dunkel zeigt, gar keine Sauerstoffabscheidung erfolgen, da ja die nach Lommel allein wirksamen Strahlen in dem durch Chlorophylllösung gegangenen Licht fehlen.

---

1) Nach Hagenbach Pogg. Ann. Bd. 141, p. 245 und Lommel, ebenda, Bd. 143, p. 572.

2) Lommels Pogg. Ann. Bd. 143, p. 581 ff.

3) Müller (I. Heft seiner botan. Beob. Heidelberg 1871) hat diese Folgerung allerdings mit Zahlen belegt, wer aber weiss, wie derartige Beobachtungen zu machen sind, der weiss auch, was von Müllers Zahlen zu halten ist; man vergl. übrigens Pfeffer, botan. Zeitg. 1872 No. 23 ff.

Uebrigens bedurfte es dieser directen Widerlegung nicht, da eine richtige Erwägung der bekannten Thatsachen ohnehin zu dem Schluss führt, dass gerade die von dem Chlorophyllfarbstoff absorbirten Strahlen es nicht sein können, welche die Sauerstoffabscheidung bewirken; denn die in einer Chlorophylllösung absorbirten Strahlen sind dieselben, wie die in einem grünen Blatt absorbirten (vergl. sub α); in jener aber findet keine Sauerstoffabscheidung (wie es scheint sogar Oxydation) statt, und nichts berechtigt zu der Vermuthung, dass dieselben Strahlen, welche der Chlorophyllfarbstoff in Lösung absorbirt ohne Sauerstoffabscheidung zu bewirken, dies im lebenden Blatte thun sollten. Richtig ist es allerdings, wenn man aus dem Princip der Erhaltung der Kraft folgert[1], dass die bei der Sauerstoffabscheidung thätigen Strahlen, insofern sie die chemische Arbeit leisten, absorbirt werden müssen; aber die Beobachtung zeigt eben, dass es n i c h t die von dem grünen Farbstoff in Lösung wie in der Zelle absorbirten Strahlen sind, welche diese Arbeit leisten[2].

γ) Die Beziehung der Zelltheilungen zum Licht, wie sie oben im Text dargestellt wurde, ist von Seiten Famintzins Missverständnissen ausgesetzt worden. In meiner Abhandlung: »Ueber den Einfluss des Tageslichts auf Neubildung und Entfaltung verschiedener Pflanzenorgane« (Botan. Zeitg. 1863, Beilage) habe ich eine lange Reihe von Vorkommnissen ausführlizh besprochen, welche zeigen, dass die mit Zelltheilungen verbundenen Neubildungen im Allgemeinen vom Licht unabhängig sind, so lange überhaupt Reservestoffe vorhanden sind, welche das Wachsthum unterhalten. Die Hauptresultate wurden dann in meinem Handbuche der Exp.-Physiol. 1865, p. 31 nochmals unter ausdrücklichem Hinweis auf jene Abhandlung zusammengestellt. Demgegenüber beginnt Famintzin[3] seine hier citirte, drei, resp. fünf Jahre jüngere Abhandlung mit den Worten: »Die Wirkung des Lichts auf die Zelltheilung ist bis jetzt noch von Niemandem genau untersucht worden. Alles was ich darüber auffinden konnte, beschränkt sich auf eine Bemerkung von A. Braun über Spirogyra und eine Aeusserung von Sachs, die Zelltheilung im Allgemeinen betreffend«; er citirt nun auch die von mir citirte Stelle Braun's und fährt fort: »auf diese Angabe sich theilweise stützend, spricht sich Sachs folgender Weise aus« — worauf einige Sätze aus meinem Handbuch p. 31 citirt werden, die genannte ältere Abhandlung mit ihren Nachweisungen jedoch nicht angeführt oder benutzt wird. Er behauptet nun, in Folge seiner Beobachtungen zu ganz anderen Resultaten gelangt zu sein; es ist aber leicht zu zeigen, dass seine Beobachtungen vielmehr genau zu demselben Schluss führen, zu dem ich gelangt war. Am Schluss seiner Abhandlung (l. c. p. 28) heisst es: »Die Zelltheilung der Spirogyra wird nicht durch das Licht aufgehalten, wie man bis jetzt vermuthete, sondern im Gegentheil durch dasselbe befördert (was unrichtig ist). Diese Beförderung der Zelltheilung durch das Licht beruht aber nach Famintzin's Beobachtungen zunächst darauf, dass das Licht die Assimilation von Nährstoffen hervorruft, was offenbar eine andere Frage betrifft, als die von mir ventilirte und von ihm bestrittene; da ich, das Vorhandensein von Baustoffen voraussetzend, nur die Frage bearbeitete, ob das Licht auf die Mechanik der Zelltheilungen Einfluss nimmt.

»Die Zelltheilung der Spirogyra«, führt Famintzin fort, »hat sich in eben solchem Grade vom Licht abhängig erwiesen wie die Stärkebildung; ihr Verhältniss zum Licht ist aber von dem zur Stärkebildung in Folgendem verschieden: die Stärkebildung wird schon nach sehr kurzer Zeit (etwa in 30 Minuten) durch das Licht eingeleitet und erfordert eine unmittelbare Lichtwirkung; die Stärke bildet sich nur während der Beleuchtung; in der Abwesenheit des Lichts hört ihre Bildung sogleich auf. Die Zelltheilung dagegen wird erst nach mehrstündiger Lichtwirkung hervorgerufen; sie tritt dann in den Zellen ein, m ö g e n

1) Man vergleiche übrigens, was ich vor 7 Jahren in meiner Exp.-Physiol. p. 287 darüber gesagt habe.

2) Zu einem ähnlichen Schluss ist bereits Gerland l. c. p. 609 gekommen.

3) Famintzin in Mélanges physiques et chimiques. Pétersbourg 1868. T. VII: Ueber die Wirkung des Lichts auf die Zelltheilung der Spirogyra.

diese noch längere Zeit beleuchtet oder in's Dunkele versetzt werden. Das zeigt also doch, dass, wenn Nährstoffe gebildet sind, die Zelltheilung im Licht wie im Finstern stattfindet, was ich 5 Jahre vorher, gestützt auf zahlreichere Beobachtungen bereits erwiesen hatte.

In mehr als einer Hinsicht besser ist die Abhandlung Batalin's: »Ueber die Wirkung des Lichts auf die Entwicklung der Blätter« (1871)[1]. Von der durch Kraus und ihn selbst gefundenen Thatsache ausgehend, dass die Zellen gleiche Grösse haben in étiolirten kleinen und in am Licht erwachsenen grossen Blättern derselben Art, folgert er ganz richtig, dass die Zahl der Zellen im normalen Blatt grösser ist als im étiolirten, und dass die Grösse der Blätter proportional sei ihrer Zellenzahl; daraus zieht er folgenden unrichtigen Schluss: »Das Blatt wächst so viel, wie es neue Zellen erzeugt, und das Wachsthum des Blattes hängt nicht von der Vergrösserung der Länge der Zellen ab«, vielmehr muss es heissen, das Wachsthum des Blattes hängt zunächst und unmittelbar allein von der Vergrösserung der Zellen ab und ist dieser proportional; die vergrösserten gewachsenen Zellen aber theilen sich so, dass sie im étiolirten kleinen wie im grünen grossen Blatt ungefähr dieselbe Grösse darbieten. Er fährt fort: »Die Blätter wachsen im Dunkeln darum nicht, weil ihre Zellen ohne Mitwirkung des Lichts sich nicht theilen können,« ganz im Gegentheil, sie theilen sich deshalb nicht, weil sie nicht wachsen. Dieser Irrthum beherrscht die ganze Abhandlung, die sonst manche lehrreiche Beobachtung enthält.

Es ist übrigens zu beachten, dass das sehr geringe Wachsthum der Blätter im Finstern auch bei den Dicotylen keine allgemeine Erscheinung ist; die im Finstern erwachsenen Blätter an Knollentrieben von Dahlia und Beta, selbst die von Phaseolus erreichen sehr beträchtliche Dimensionen und zuweilen, besonders bei hoher Temperatur, beinahe die Grösse der im Licht entwickelten[2].

δ) Einrichtungen zur Beobachtungen von Pflanzen in verschiedenfarbigem (verschieden brechbarem) Licht. Um Licht verschiedener Brechbarkeit auf Pflanzen einwirken zu lassen, kann man dreierlei Wege einschlagen: 1) Die Benutzung des Spectrums, 2) Wegnahme bestimmter Strahlen durch absorbirende Medien (Glas oder Flüssigkeiten), 3) farbige Flammen.

1) Zerlegt man einen Lichtstrahl, indem man ihn durch ein Prisma gehen lässt, in einen horizontal ausgebreiteten Fächer, das Spectrum, so ist es möglich, kleine Pflänzchen und Pflanzentheile der Einwirkung schmaler Zonen desselben auszusetzen, also Licht von gleicher Farbe (für das Auge) oder von nahezu gleicher Brechbarkeit darauf einwirken zu lassen. In dieser Weise haben Draper, Gardner, Guillemain[3] und Pfeffer gearbeitet. Es ist bei der Anwendung des Spectrums jedoch zu beachten, dass die Intensität des Lichts in jeder Abtheilung des Spectrums um so kleiner als die des leuchtenden Spaltes ist, je breiter sie ist. Ist das Spectrum in der zur Beobachtung gewählten Entfernung vom Prisma z. B. 200 Mm. lang, der leuchtende Spalt aber nur 1 Mm. breit, so wäre die mittlere Lichtintensität des ganzen Spectrums nur $^1/_{200}$ von der des leuchtenden Spaltes, wenn sonst kein Licht verloren ginge, was aber reichlich geschieht. Man hat daher in dem Spectrum nur schwache Lichtwirkungen zu erwarten; um diesem Uebel abzuhelfen, ist es nöthig, sehr intensives Licht durch den Spalt fallen zu lassen, was durch Anwendung von Sammellinsen geschehen kann. Wendet man, wie es gewöhnlich geschehen muss, Sonnenlicht an, so muss der zu zerlegende Strahl ausserdem durch einen Heliostaten oder wenigstens durch einen beweglichen Spiegel in fixer Lage erhalten werden.

2) Absorbirende Mittel. Die angedeuteten Uebelstände bei Beobachtungen im Spectrum, so wie die sehr beträchtlichen Kosten eines Heliostaten, fallen weg, wenn man

1) Batalin, botan. Zeitg. 1871, p. 670.
2) Vergl. weiter unten § 20.
3) Gardner in Frorieps Notizen 1844. Bd. 30. No. 11. Gillemain Annales des sciences nat. 1857. VII, p. 160.

farbiges Licht durch absorbirende Mittel herstellt. Als solche lassen sich farbige Glasscheiben oder Flüssigkeitsschichten, welche zwischen farblosen Glaswänden eingeschlossen sind, verwenden. Sie gewähren den Vortheil, dass man fast beliebig grosse Räume mit dem betreffenden Licht beleuchten kann, und dass das durchgehende Licht namentlich nur insofern an Intensität einbüsst, als auch die durchgehenden zur Pflanze gelangenden Strahlen durch geringe Absorption theilweise geschwächt werden können. Es ist eine, wenn auch sehr verbreitete Täuschung, zu glauben, Beobachtungen hinter farbigen Schirmen seien weniger genau als die im Spectrum; im Allgemeinen dürfte es sich gerade umgekehrt verhalten, und ausserdem kommt es auf die zu entscheidenden Fragen an, welche Methode jedesmal den Vorzug verdient.

Die absorbirenden Medien leiden allerdings an dem grossen Uebelstand, dass sie gewöhnlich nicht einfarbiges Licht durchlassen, sondern mehreren Strahlengattungen den Durchgang gestatten. Dieser Uebelstand tritt bei den farbigen Glasscheiben in besonders hohem Grade auf und ausser dem tiefrothen Rubin- und dem sehr dunkelblauen Cobaltglas giebt es kaum für unsere Zwecke brauchbare Sorten. Eher ist es möglich, farbige Flüssigkeiten von erwünschter Qualität zu erhalten, obwohl auch hier die Zahl der brauchbaren gering ist. Ganz besonders nützlich sind die beiden im Text erwähnten, die gesättigte Lösung des Kalibichromats und eine dunkle Lösung des Kupferoxydammoniaks, mit denen sich bei richtiger Concentration und Dicke der Schicht die Versuche so einrichten lassen, dass das weisse Tageslicht gerade in zwei Hälften geschieden wird, indem die erstgenannte Lösung das minder brechbare Licht vom Roth bis in das Grün hinein, die blaue Lösung dagegen vom Grün ab alles stärker brechbare bis über Violett hinaus durchlässt. Auch solche Flüssigkeiten sind von grossem Nutzen, die das ganze Spectrum durchlassen mit Ausnahme einer einzigen möglichst scharf begrenzten Strahlengruppe; treten hier in dem durchfallenden Licht an Pflanzen gewisse Erscheinungen ein, so ist es gewiss, dass sie nicht von Strahlen derjenigen Brechbarkeit bewirkt werden, die in dem Spectrum der Flüssigkeit fehlen, und umgekehrt. — Es versteht sich von selbst, dass Gläser und farbige Flüssigkeiten erst dann bei Versuchen Verwendung finden dürfen, wenn das Spectrum des durch sie hindurchgehenden Lichts genau bekannt ist. — Glasscheiben verwendet man als Fenster an allseitig geschlossenen undurchsichtigen Kästen, in denen die Pflanzen stehen; farbige Flüssigkeiten können verwendet werden, indem man sie in parallelwandige Flaschen oder Cuvetten einhüllt, und diese als Fenster einsetzt. Wenn es nicht darauf ankommt, parallele Lichtstrahlen auf die Pflanze gelangen zu lassen, so ist die bequemste Verwendung farbiger Flüssigkeiten die, dass man sie in den Zwischenraum der beiden Glaswände doppeltrandiger Glasglocken einfüllt, die man dann wie gewöhnliche Glasglocken über die zu beobachtenden Pflanzen stülpt. Bisher waren die wenigen von mir benutzten und nach meinen Angaben von Leibold in Köln gemachten doppelwandigen Glasglocken die einzigen, welche zu Beobachtungen in farbigem Licht von mir, von Kraus, Pfeffer und Reinke verwendet wurden; gegenwärtig liefert jedoch die Handlung von Warmbrunn und Quilitz in Berlin für mässigen Preis ziemlich grosse doppelwandige Glocken.

Zu mikroskopischen Beobachtungen in farbigem Licht verwende ich Kästen, wie den in Fig. 445 dargestellten, an denen jedoch statt der farblosen Glasscheibe eine parallelwandige mit farbigen Flüssigkeiten gefüllte Flasche von oben her als Fenster eingeschoben werden kann.

3) Farbige Flammen, d. h. das Licht von feinzertheilten Körpern, welche in einer nicht leuchtenden Flamme glühen, sind bisher noch nicht zu ausführlichen Untersuchungen an Pflanzen verwendet worden; mir ist nur die eine Angabe von Wolkoff[1]) bekannt, dass das Ergrünen étiolirter Keimpflanzen von Lepidium sativum stattfand, als er sie 8 Zoll entfernt von einer nicht leuchtenden Gasflamme 7—8 Stunden lang stehen liess, in welcher sich kohlensaures Natron verflüchtigte und glühte; bekanntlich besteht dieses Licht nur

1) Wolkoff, Jahrb. für wiss. Botanik 1866. Bd. V, p. 11.

aus solchen Strahlen, deren Brechbarkeit der Fraunhoferschen Linie *D* entspricht. Aehnlich wie dieses gelbe, liesse sich das rothe Licht der Lithionflamme, das blaue des Indiums u. s. w. verwenden, wenn es gelänge, die Intensität der Strahlen hinreichend zu steigern und den Flammen die nöthige Stetigkeit des Leuchtens zu geben.

§ 9. Elektricität[1]). Die chemischen Vorgänge innerhalb der einzelnen Pflanzenzelle, die mit dem Wachsthum der Zellhäute und Protoplasmagebilde verbundenen Molecularbewegungen, die inneren Veränderungen, auf denen die Thätigkeit des Protoplasmas bei der Zellbildung und bei seiner Circulation und Rotation beruht, sind wahrscheinlich mit Störungen des elektrischen Gleichgewichts verbunden, deren thatsächlicher Nachweis durch Experimente bis jetzt aber noch nicht gelungen ist. — Die chemisch verschiedenen Säfte benachbarter Gewebezellen, die Diffusion der Salze und assimilirten Verbindungen von Zelle zu Zelle und ihre Zersetzung muss ebenfalls elektromotorisch wirken; aber auch diess ist noch nicht direct beobachtet; selbst die bei der Sauerstoffabscheidung aus chlorophyllhaltigen Zellen, bei der Kohlensäurebildung in wachsenden Organen (z. B. den Keimpflanzen) und bei der Transpiration der Landpflanzen wahrscheinlich angeregten elektrischen Strömungen sind, obwohl von einigen Physikern untersucht, bis jetzt doch nicht thatsächlich festgestellt oder genauer bestimmt. — Nach den sorgfältigen Beobachtungen von Buff, die von Jürgensen und Heidenhain bestätigt wurden, verhält sich das innere Gewebe der Landpflanze zu ihrer stärker cuticularisirten Oberfläche dauernd negativ elektrisch, die Wurzeloberfläche, von Gewebesäften durchtränkt (wie ein Querschnitt des Gewebes) verhält sich ebenfalls negativ zu der Oberfläche der Stengelglieder und Blätter. Wird eine Pflanze oder ein abgeschnittener Pflanzentheil unter den hier nöthigen Vorsichtsmaassregeln in den Schliessungskreis eines sehr empfindlichen Multiplicators eingeschaltet, so geht ein Strom von der cuticularisirten Oberfläche durch den Leitungsdraht zur Wundfläche oder zur Wurzeloberfläche; es ist diess die Folge der Berührung des Zellsafts der Wurzeloberfläche oder einer Schnittwunde mit dem zur Schliessung des Kreises angewandten reinen Wasser. — Die alkalischen Säfte dünnwandigen Phloëms der Fibrovasalstränge sind von den sauren Säften des Parenchyms umgeben und mit ihnen wohl durch Diffusionsströme verbunden; dieses elektromotorisch gewiss wirksame Verhältniss ist bis jetzt noch nicht in diesem Sinne untersucht[2]).

Die im Boden eingewurzelte Landpflanze bietet mit ihren Blättern und Zweigen der Luft eine grosse Oberfläche dar, das Gewebe der ganzen Pflanze ist mit elektrolytischen Flüssigkeiten durchtränkt; diess sind Verhältnisse, durch welche der Körper der Landpflanze geeignet scheint, elektrische Differenzen zwischen der Erde und der Luft auszugleichen, durch Ströme, welche das Gewebe der Pflanze

1) Villari in Pogg. Ann. 1868. Bd. 133, p. 425. — Jürgensen in Studien des physiol. Instituts zu Breslau 1861. Heft I, p. 38 ff. — Heidenhein, ebenda 1863. Heft II, p. 65. — Brücke. Sitzungsber. der Wiener Akad. 1862, Bd. 46, p. 1. — Max Schultze: Das Protoplasma der Rhizopoden. Leipzig 1863. p. 44. — Kühne: Unters. über das Protopl. 1864. p. 96. — Cohn. Jahresber. der schles. Ges. f. vaterl. Cultur 1861. Heft I, p. 24. — Kabsch, bot. Zeitg. 1861 p. 358. — Riess, Pogg. Ann. Bd. 69, p. 288. — Buff, Ann. der Chemie und Pharmacie 1854. Bd. 89, p. 80 ff.

2) Sachs: Ueber saure, alkal. und neutr. Reaction der Säfte lebend. Pfl. Bot. Zeitg 1862. No. 33.

durchsetzen. Da nun die Luft für gewöhnlich eine andere elektrische Spannung zeigt als die Erde, und dieses Verhältniss mit dem Wetter mannigfach wechselt, so darf man annehmen, dass wahrscheinlich beständig elektrische Ausgleichungen durch die Pflanze hindurch stattfinden; ob diese nun auf die Vegetationsprocesse begünstigend einwirken, ist, so wie das ganze hier angedeute Verhalten, ebenfalls noch nicht wissenschaftlich untersucht. Die höchst gewaltsamen und zerstörenden Ausgleichungen der Elektricität der Luft und der Erde, welche bei Blitzschlägen durch Bäume hindurch stattfinden, zeigen wenigstens, dass auch geringere Elektricitätsdifferenzen zwischen Luft und Erde sich durch die Pflanzen ausgleichen werden.

Die Untersuchungen über die Einwirkung elektrischer Erregungen auf die Bewegungen des Protoplasmas und der durch Gewebespannung beweglichen Blätter haben bis jetzt zu keinem Resultate von physiologisch sehr erheblichem Werthe geführt, obgleich ausgezeichnete Beobachter sich mit diesem Thema beschäftigt haben. Im Allgemeinen lässt sich nur sagen, dass sehr schwache constante Ströme oder Inductionsschläge (während kurzer Zeiten) keine sichtbaren Effecte hervorbringen, dass bei einer gewissen Stärke der elektromotorischen Einflüsse Störungen am Protoplasma und den beweglichen Gewebekörpern auftreten, die den durch hohe Temperatur und durch mechanische Eingriffe bewirkten ähnlich sind, dass bei einer noch weiter gehenden Steigerung der Stromstärke endlich das Protoplasma getödtet, die Beweglichkeit der Blätter (hier zuweilen ohne Tödtung derselben) bleibend zerstört wird.

Jürgensen liess die Ströme einer Batterie kleiner Grove'scher Elemente, deren Kraft durch ein Rheochord normirt wurde, auf das Blattgewebe von Vallisneria spiralis unter dem Mikroskop einwirken; der constante Strom brachte, aus einem Element entwickelt, keine sichtbare Wirkung hervor, der volle Strom von 2—4 Elementen bewirkte eine Verlangsamung der Strömung in den Zellen, bei länger dauernder Einwirkung Stillstand; wird die Leitung unterbrochen, wenn die Bewegung nur verlangsamt war, so stellt diese sich nach Verlauf einiger Zeit wieder her, hatte die Protoplasmabewegung in den Zellen ganz aufgehört, so tritt auch bei sofortiger Oeffnung der Kette keine Bewegung mehr ein. Bei dem Aufhören der Bewegung häufen sich die von dem sehr wässerigen Protoplasma fortgeführten Chlorophyllkörner an verschiedenen Stellen zusammen. — Ein durch 30 Elemente erregter Strom bewirkt dauernden Stillstand bei nur momentaner Schliessung. — Die inducirten Ströme wirken ähnlich wie die constanten; die Zahl der in einer Zeiteinheit durch die Zellen gehenden Inductionsschläge soll aber keinen erheblichen Einfluss auf die Wirkung haben.

Die Formveränderungen des Protoplasmas unter dem Einflusse hinreichend starker elektrischer Ströme sind nach den Beobachtungen Heidenhain's, Brücke's, Max Schultze's, Kühne's, denen ähnlich, welche hohe Temperatur nahe an der oberen Grenze und bei Ueberschreitung derselben hervorbringt. Aus den Beobachtungen Kühne's scheint hervorzugehen, dass das Protoplasma ein sehr schlechter Leiter elektrischer Ströme ist, und dass auch die durch solche an bestimmten Stellen des Protoplasmas bewirkten Erregungszustände nicht leicht auf andere Stellen fortgepflanzt werden.

Auf die reizbaren Organe der Mimosenblätter, der Staubfäden von Berberis und Mahonia, Centaurea Scabiosa, das Gynostemium von Stylidium graminifolium wirken nach Cohn, Kabsch u. A. schwächere Inductionsschläge wie Erschütterung oder Berührung, die Organe machen die solchen Eingriffen entsprechende Bewegung. Stärkere Inductionsströme, welche die ganze Pflanze durchlaufen, bewirken nach Kabsch an dem Gynostemium von Stylidium Unempfindlichkeit auch für mechanische Reize, nach einer halben Stunde aber trat die Beweglichkeit (Reizbarkeit) wieder ein. — Beachtenswerth ist die Angabe von Kabsch, dass

durch stärkere Inductionsschläge, welche die Blättchen von Hedysarum gyrans noch nicht tödten, dennoch die Beweglichkeit derselben für immer vernichtet wird.

§ 10. Wirkungen der Schwere auf Vegetationsvorgänge[1]. Da die Massenanziehung (Gravitation, Schwere) des Erdkörpers ununterbrochen und auf jeden Theil der Pflanzen einwirkt, so muss auch die ganze vegetabilische Organisation so eingerichtet sein, dass das Gewicht der einzelnen Pflanzentheile den verschiedenen Zwecken des Pflanzenlebens dienstbar erscheint oder doch unschädlich gemacht wird.

Man hat bei der Betrachtung dieser Verhältnisse vor Allem zu unterscheiden zwischen solchen Einrichtungen, welche darauf berechnet sind, das Gewicht der Pflanzentheile überhaupt mit den Zielen des Pflanzenlebens in Uebereinstimmung zu bringen, ohne dass deshalb die Schwerkraft selbst unmittelbar an der Erreichung derartiger Einrichtungen in kenntlicher Weise betheiligt wäre; und andererseits solchen Vegetationserscheinungen, die durch die Schwerkraft ganz unmittelbar hervorgerufen werden, indem diese die Mechanik des Wachsthums beeinflusst.

Zu jener ersten Gruppe von Thatsachen gehört, dass bei aufrechten Stämmen Verzweigung und Belaubung nach verschiedenen Seiten hinreichend gleichmässig vertheilt ist, dass bei grösseren Pflanzen die Festigkeit und Elasticität der Gewebemassen im Stamm durch Holzbildung unterstützt, oder durch andere Einrichtungen (z. B. am Strunk der Musa) erreicht wird. Wie aber bei den Organismen ähnliche Zwecke ganz gewöhnlich durch sehr verschiedene Mittel erreicht werden, so können auch dünne zarte, holzarme Stämme, indem sie sich an festen Stützen emporwinden oder durch Hilfe von Ranken, Hacken, Stacheln u. s. w. hinaufklettern, sich vor dem Umsinken schützen und ihre Belaubung dem Licht aussetzen. Einen ähnlichen Sinn haben offenbar die verschiedenen Schwimmvorrichtungen der Wasserpflanzen, die Flugapparate der Samen und Früchte. In allen diesen Fällen ist die Organisation ganz offenbar darauf berechnet, das Gewicht der Pflanzentheile dem Leben dienstbar, oder es dafür unschädlich zu machen; obwohl man nicht behaupten kann, dass die Schwere sich bei der Holzbildung, bei der Reizbarkeit der Ranken, an der Bildung der Flugapparate betheiligt; vielmehr bleibt auch hier nur die eine in der Darwin'schen Descendenztheorie liegende Erklärung übrig, dass unter dem Einfluss lange fortgesetzter natürlicher Zuchtwahl endlich nur solche Organisationen als existenzfähig sich erhielten, bei denen alle Einrichtungen, indem sie zugleich den übrigen Anforderungen des Lebens genügen, auch so getroffen sind, dass das Gewicht der Theile unschädlich oder gar nutzbar gemacht ist. Eine unmittelbare Mitwirkung der Schwere bei den entsprechenden Organisationsvorgängen ist dabei weder zu vermuthen noch durch irgend eine Beobachtung wahrscheinlich.

Einer ganz unmittelbaren Einwirkung der Schwere unterliegt dagegen das Längenwachsthum junger Pflanzentheile, sobald die Längsaxe des wachsenden Organs schief zur Richtung des Erdradius, also zugleich zur Richtung der Schwere.

1) Das hier Gesagte soll den Anfänger zunächst nur darauf aufmerksam machen, dass und welche Vegetationsvorgänge überhaupt von der Gravitation beeinflusst werden. Die Einwirkung derselben auf die Mechanik des Wachsthums findet im 4. Cap. eine ausführlichere Darstellung; dort ist auch die Literatur angegeben.

geneigt ist. In diesem Falle wird das Längenwachsthum des schiefgeneigten Organs auf der Ober- und Unterseite verschieden und zwar um so mehr, je mehr der Winkel, unter dem die Wachsthumsaxe die Richtung der Schwere schneidet, sich einem Rechten nähert; je nach der Natur des Organs und seiner Bedeutung im Haushalt der Pflanze, erfolgt diese Veränderung aber so, dass entweder die Oberseite stärker als die Unterseite, oder umgekehrt diese stärker als jene wächst So wird an schief oder horizontal gestellten Organen eine abwärts oder aufwärts concave Krümmung durch den Einfluss der Schwere auf das Längenwachsthum herbeigeführt, die sich so lange steigert, bis das freie, fortwachsende Ende senkrecht abwärts oder aufwärts gerichtet ist; jenes z. B. bei den Hauptwurzeln, dieses bei sehr vielen Hauptstämmen; bei Seitenzweigen, Blättern, Nebenwurzeln machen sich ähnliche Effecte geltend, jedoch schwächer; innere Vegetationsverhältnisse oder das Gewicht der überhängenden Theile, oder Lichtwirkungen streben dem durch die Schwere herbeigeführten Effect entgegen, so dass Gleichgewichtslagen der Organe zu Stande kommen, in denen sie horizontal oder schief zur Richtung der Schwere stehen.

So wird die senkrechte Richtung der Hauptwurzeln und Hauptstämme, die schiefe Richtung ihrer seitlichen Auszweigungen von der Schwere allein oder doch mit bestimmt, so lange diese Theile noch im Längenwachsthum begriffen sind; wenn sie später verholzen oder doch zu wachsen aufhören, behalten sie die einmal gewonnene Lage bei. Legt man daher eine wachsende, im Boden (innerhalb eines Topfes) eingewurzelte Pflanze horizontal, so bleiben die ausgewachsenen Theile in dieser Lage, während die Spitze der Hauptwurzel sich abwärts, die wachsenden Internodien des Stengelendes sich aufwärts krümmen, Blätter, Zweige, und Nebenwurzeln ebenfalls Krümmungen machen, bis sie ungefähr dieselben Winkel zum Horizont einnehmen, wie vor der Störung ihrer Lage; die Stellen, welche im Wachsen begriffen waren, als die Lagenänderung stattgefunden hat, sind durch die entsprechenden Krümmungen bezeichnet, welche durch den Einfluss der Schwere auf das Wachsthum veranlasst wurden.

Indem wir die Betrachtung der inneren Vorgänge bei diesen Krümmungen auf das 4. Capitel verschieben, soll hier nur der Beweis geliefert werden, dass dieselben wirklich durch den Einfluss der Schwere auf das Wachsthum hervorgerufen werden. Der Beweis lässt sich in zweierlei Form erbringen.

1) Gleichartige Pflanzen zeigen überall auf der Oberfläche der Erdkugel dieselben Stellungen ihrer Theile zum Horizont, also auch zur Lage des Erdradius ihres Wohnplatzes; thatsächlich also wachsen die aufrechten Stämme, z. B. der Tannen in Südamerika nach ganz anderen Richtungen als bei uns; die Wachsthumsaxen würden abwärts verlängert, sich im Mittelpunkt (Schwerpunkt) der Erde schneiden und selbst Radien des Erdkörpers darstellen. Daraus aber folgt ohne Weiteres, dass die Wachsthumsrichtung dieser Stämme von einer Kraft bestimmt werden muss, die in einer ganz bestimmten Beziehung zur Lage des Schwerpunktes der Erde steht. Es giebt aber nur eine solche Kraft, eben die Schwerkraft, die Massenanziehung der Erde. Dasselbe gilt von den horizontalen oder schiefen Zweigen, Blättern und Wurzeln, da diese ihrerseits bestimmte Winkel mit dem Hauptstamm einschliessen.

2) Die Gravitation oder Schwere unterscheidet sich von anderen Kräften dadurch, dass sie unabhängig von der Qualität (chemischen und sonstigen Beschaffen-

heit) der Materie, nur von der Masse derselben bedingt ist; dasselbe Verhalten macht sich aber auch bei der Centrifugalkraft geltend. Wird nun, wie Knight[1]) zuerst gezeigt hat, eine wachsende Keimpflanze in hinreicheud rasche Rotation versetzt, so dass Centrifugalkraft in merklichem Grade hervorgerufen wird, so wirkt diese wie die Schwere auf die verschiedenen Theile ein, d. h. die sonst der Schwere folgenden Theile nehmen jetzt die Richtung der Centrifugalkraft und wachsen auswärts, hinweg von dem Rotationscentrum (so die Hauptwurzel), während die sonst der Schwere entgegen (aufwärts) wachsenden Stengel die Richtung nach dem Rotationscentrum einschlagen, d. h. auch hier der wirkenden Kraft entgegenwachsen. Besonders deutlich wird die Thatsache, wenn man keimende Samen, deren Wurzel und Stengel vorher senkrecht in einer Flucht gewachsen waren, nun auf einer rotirenden Scheibe (unter Glasverschluss geschützt vor Verdunstung) so befestigt, dass die bisherige Wachsthumsaxe eine tangentiale Richtung hat; die ausgewachsenen Theile behalten dieselbe auch während der Rotation, wogegen die im Wachsthum begriffenen Stellen sich krümmen und zwar so, dass die Wurzelspitze nach aussen, die Stengelspitze nach innen (dem Rotationscentrum zu) gekehrt wird. Geschieht die Rotation in horizontaler Ebene, so wirkt neben der Centrifugalkraft auch die Schwere der wachsenden Theile ein und die Richtung von Stengel und Wurzel wird eine aus der Richtung und Grösse beider Kräfte resultirende schiefe; durch sehr rasche Rotation jedoch ist es möglich die Centrifugalkraft so zu steigern, dass die Wachsthumsaxe beinahe genau horizontal wird. — Befestigt man dagegen die keimenden Samen an einer in senkrechter Ebene rotirenden Scheibe, so wird jede Seite des wachsenden Organs nach und nach in sehr kurzen Zeiten durch die Drehung nach oben, unten, rechts, links, gewendet; die Wirkungen der Schwere treffen also alle Seiten gleichmässig, d. h. das Wachsthum des Organs ist der sich in der Zeit summirenden Wirkung der Schwere entzogen; die Centrifugalkraft wirkt daher ganz allein auf die wachsenden Stellen, und die Wurzel richtet sich, auch bei geringer Drehungsgeschwindigkeit der Scheibe, radial nach aussen, die Keimknospen nach innen (zum Rotationscentrum). Lässt man die Drehung in senkrechter Ebene (um horizontale Axe) jedoch, wie ich zuerst gezeigt habe[2]), sehr langsam stattfinden, so dass gar keine Centrifugalkraft zu Stande kommt, (ruckweise Drehungen, bei 5—10 Ctm. Radius eine Drehung in 10—20 Minuten), so wachsen die Organe weder in der Richtung der Schwere noch in der der Centrifugalkraft, sondern gradeaus in denjenigen Richtungen, welche man ihnen bei der Befestigung im Recipienten zufällig gegeben hatte. Dabei zeigt sich aber, dass Organe, die sonst gerade fortwachsen, sich oft in einer von äusseren Kräften ganz unabhängigen Ebene krümmen, was nur durch innere Wachsthumsursachen, die ungleich um die Wachsthumsaxe vertheilt sind, bewirkt werden kann. So z. B. liegen Hauptwurzel und Stengel unter solchen Bedingungen gekeimter Samen (Faba, Pisum, Fagopyrum, Brassica) nicht in einer Flucht, sondern ihre resp. Wachsthumsaxen schneiden sich unter einem Winkel bis zu 90°, indem die Vorderseite der Stengelbasis stärker wächst als die Hinterseite und eine Krümmung entsteht. Es leuchtet ein, dass die Richtung der an der Hauptwurzel entstehenden Nebenwurzeln, sowie der Blätter an

1) Knight Philosoph. transactions 1806. Th. II, p. 99.

2) Würzburger medic.-physik. Gesellsch. 16. März 1872.

Stengel ebenfalls nur durch innere Wachsthumsursachen unter diesen Verhältnissen bewirkt wird. Erst so erfährt man, welche gegenseitige Richtungen und Formen die Organe annehmen ohne die Einwirkung des Zuges, den die Massenanziehung der Erde oder die Centrifugalkraft ausübt, und ohne heliotropische Krümmungen, welche bei diesen Versuchen ohnehin nicht auftreten können.

Viertes Kapitel.

Mechanik des Wachsens.

§ 11. Begriffsbestimmung. Das Wachsen der Krystalle ist Volumenzunahme durch Apposition gleichartiger Theile nach bestimmten Richtungen hin. Bei den Pflanzen ist der Vorgang, den wir Wachsen nennen viel complicirter: das Wort hat hier einen anderen Sinn, je nachdem es sich um das Wachsen eines Stärkekorns, eines Stückes Zellhaut, eines Chlorophyllkorns, einer ganzen Zelle oder eines vielzelligen Organs handelt. Gemeinsam ist allerdings allen diesen Vorgängen, dass sie in letzter Instanz auf Einschiebung neuer Moleküle zwischen die schon vorhandenen, also auf Intussusception, und dem entsprechender Volumen- und Massen-Zunahme der wachsenden Theile beruhen, wie im § 1 des III. Buches auseinandergesetzt wurde. Aber schon bei so einfachen Gebilden, wie Stärkekörnern und einzelnen Zellhautstücken stösst man auf unüberwindliche Schwierigkeiten, wenn man es versucht, sich die Mechanik des Wachsthums in allen Einzelheiten klar zu machen, und keineswegs reicht das bisher Bekannte aus, um eine zusammenhängende Theorie des Wachsthums der ganzen Zelle, oder eines vielzelligen Organs zu liefern. Es kann sich bei dem gegenwärtigen Stand der Wissenschaft vielmehr nur darum handeln, die Wachsthumsvorgänge, ihre Ursachen und Wirkungen im Einzelnen empirisch zu verfolgen und dann, soweit es eben gelingt, uns bestimmtere und zusammenhängende Vorstellungen von einzelnen Wachsthumsvorgängen zu bilden, indem wir dabei die rein formalen Verhältnisse, auf welche die Morphologie ausschliesslich reflectirt, als bekannt voraussetzen und als letztes Ziel der Forschung die zu gewinnende Einsicht in die Mechanik des Wachsthums im Auge behalten. Muss nun die Lösung dieser schwierigen Aufgabe einer, gewiss noch fernen, Zukunft vorbehalten bleiben, so ist es dagegen Aufgabe einer übersichtlichen Darstellung der Vegetationserscheinungen, welche das vorliegende Buch beabsichtigt, die bekannten Erfahrungen über das Wachsthum in dem angegebenen Sinne zusammenzustellen. Aber auch hierbei stossen wir schon auf die Schwierigkeit, dass das Wort »Wachsen« zur Bezeichnung sehr verschiedener Vorgänge angewendet wird, ohne dass es bisher jemand unternommen hätte, dem Worte einen bestimmt definirten Begriff unterzulegen. Jedenfalls wird das Wort überall und nur da bei Pflanzen (und Thieren) angewendet, wo durch innere, von der Organisation bedingte Ursachen Veränderungen der Gestalt oder des Volumens oder beider hervorgerufen werden, wobei, wie wir wissen, immer bestimmte äussere Ursachen, wie Wärme, Schwere, Licht, Nährstoffe, Wasser u. s. w. die organischen Vorgänge anregen und unterhalten. Ge-

stalt- oder Volumenveränderungen von Pflanzentheilen, wobei diese sich äusseren Kräften gegenüber ganz passiv verhalten, wo nicht ein organisatorischer Process mitwirkt, würde man nicht als Wachsthum bezeichnen; so z. B. wäre es kein Wachsthum, wenn durch blosse Dehnung, Druck, Zerrung oder Biegung (etwa mit den Händen) die Länge und Form eines Internodiums oder einer Wurzel verändert wird; wohl aber könnten durch die äusseren Einwirkungen, denen der Pflanzentheil zunächst nur ganz passiv unterliegt, unter Umständen innere Veränderungen hervorgerufen werden, welche, mit organisatorischen Vorgängen verbunden, echtes Wachsthum oder Veränderungen desselben herbeiführen. Unter organisatorischen Vorgängen aber verstehe ich solche innere Veränderungen, welche 1) von der specifischen eigenthümlichen Organisation des betreffenden Pflanzentheils mit bedingt sind, derart, dass jede äussere Anregung nur nach Maassgabe dieser überhaupt verändernd einwirken kann, und welche 2) eine bleibende Veränderung der organisirten Theile zur Folge haben, die nicht durch die entgegengesetzten äusseren Einflüsse ohne Weiteres wieder rückgängig gemacht wird. Wenn z. B. die Erhebung der Temperatur über den specifischen Nullpunkt (§ 7) die Volumenzunahme der bereits mit Wasser vollgesogenen Keimtheile bewirkt hat, so werden dieselben bei einem darauf folgenden Sinken der Temperatur unter diesen Punkt, nicht wieder auf ihr früheres Volumen eingezogen, sondern sie bleiben, wie sie bei der höheren Temperatur geworden sind; der Process wird nicht rückgängig gemacht, er hört nur auf fortzuschreiten; dabei zeigt die mikroskopische und sonstige Untersuchung, dass die innere Organisation, den specifischen Eigenschaften der Pflanze entsprechend, sich bleibend verändert hat. Lässt man dagegen einen Stengel durch Wasserverlust welken, so wird er kürzer und hört auf zu wachsen, nimmt er dann Wasser auf, so wird er länger und dicker und beginnt zu wachsen. Die Verkürzung bei dem Welken und die Verlängerung bei der Wasseraufnahme sind blosse physikalische Erscheinungen, die bei dauernder Turgescenz eintretende Verlängerung und Verdickung des Organs aber kann wirklich auf Wachsthum beruhen, indem unter Mitwirkung der Turgescenz die Organisation bleibend und der specifischen Natur der Pflanze entsprechend verändert wird. Auf dauernder, bleibender und specifisch eigenthümlicher Veränderung der Organisation beruht es ferner, wenn eine Ranke durch den leisen Druck der Stütze veranlasst, auf dieser Seite sich weniger, auf der freien Gegenseite sich stärker verlängert; die dadurch bewirkte Krümmung wird, wenn sie lange genug gedauert hat, nicht wieder ausgeglichen; das ganze Phänomen ist daher eine Wachsthumserscheinung. Wenn sich dagegen das Bewegungsorgan eines Mimosenblattes nach erfolgter Erschütterung abwärts krümmt, um sich später wieder aufwärts zu krümmen, so wird dies zwar durch die eigenthümliche Organisation vermittelt, die jedesmalige Veränderung ist aber keine Veränderung der Organisation selbst und zudem auch nicht bleibend, da sie durch andere Umstände völlig rückgängig gemacht wird; die Reizbarkeit der Mimosenblätter beruht also nicht auf einer Veränderung des Wachsthums durch den Reiz (hier z. B. die Erschütterung), während die Fähigkeit der Ranken, Stützen zu umwinden, zwar auch auf Reizbarkeit beruht, aber auf einer solchen, welche eine Veränderung der Wachsthumsvorgänge zur Folge hat.

Nimmt man, wie es dem Sprachgebrauch angemessen erscheint, in den Begriff des Wachsens als Attribut auch die Massenzunahme auf, so ist wohl zu be-

achten, dass alsdann die wissenschaftlich genaue Anwendung des Begriffs besondere Aufmerksamkeit erfordert; denn wenn man schlechthin sagt, eine Pflanze, oder auch nur ein umfangreicherer Pflanzentheil wachse, so ist unter Umständen doch eine Massenabnahme des Ganzen damit verbunden, so z. B. wenn in Luft aufgehängte Zwiebeln oder Samen Keime austreiben; in diesem Falle wächst eben nicht das Ganze, sondern nur junge Theile auf Kosten älterer, die zudem noch Wasserdampf und Kohlensäure an die Luft abgeben. Es ist daher nöthig die wachsenden Theile von den mit ihnen zusammenhängenden nicht wachsenden genau zu unterscheiden.

Es kommen jedoch auch Formveränderungen an Pflanzentheilen vor, welche nicht mit Massenzunahme, zuweilen sogar mit Abnahme verbunden sind, die aber dennoch auf einer bleibenden nicht rückgängig zu machenden Aenderung der Organisation beruhen; so z. B. verlängert sich das frei gelegte Mark der Internodien an allen Punkten seiner Länge selbst Tage lang, auch wenn es in nicht gesättigter Luft Wasser durch Verdampfung verliert. Es scheint kaum zweckmässig, diese und ähnliche Erscheinungen von dem Begriff des Wachsens auszuschliessen und so müsste man sich dazu verstehen, Wachsthum mit und ohne Massenzunahme zu unterscheiden; in diesem letzten Falle würde das Wachsthum auf eine blosse Formänderung hinauslaufen, die ihrerseits auf einer Umlagerung der kleinsten Theilchen beruhte. Wie nicht jede Volumenzunahme eines Stärkekorns, oder einer Zelle als Wachsthum zu deuten ist, insofern dieselbe durch blosse Quellung verursacht sein kann und durch Wasserverlust rückgängig zu machen ist, so wird auch nicht jedes Wachsthum einer einzelnen Zelle nothwendig und ohne Weiteres mit Volumen- und Massenzunahme verbunden sein müssen, insofern einzelne Theile der Zelle sich verkleinern können um das Material zur Vergrösserung anderer Theile herzugeben. Die Zelle als Ganzes betrachtet ändert dann nur ihre Form, und ist diese Aenderung durch innere organisatotische Processe mitbedingt, so wird man sie als eine Art Wachsthum betrachten dürfen. Auszuschliessen von dem Begriff des Wachsthums sind dagegen solche Form- und Volumenänderungen der Zellen, welche nur gelegentlich eintretend vollständig rückgängig gemacht werden können, wie es bei den Bewegungsorganen reizbarer und periodisch beweglicher Blätter vorkommt.

Ein bei Nichtphysiologen und Anfängern häufig wiederkehrender Irrthum verwechselt gern die Begriffe Wachsthum und Ernährung oder hält beide Begriffe für identisch. Nun ist es freilich gewiss, das jedes Wachsthum mit Zufuhr von Baustoffen oder Nährstoffen an die wachsenden Stellen verbunden sein muss; allein diese Nährstoffe werden gewöhnlich aus älteren Theilen, wo sie bis dahin unthätig waren, entnommen, das aus wachsenden und nicht wachsenden Theilen bestehende Ganze (eine in der Luft hängende und austreibende Zwiebel) braucht als solches keineswegs von aussen her ernährt zu werden. Daher ist das Wachsthum gewisser Theile auch kein Zeichen stattfindender Ernährung des Ganzen. Noch weniger aber ist die stattfindende Ernährung von aussen nothwendig mit Wachsthum verbunden; gerade die eigentlichen Ernährungsorgane, die grünen Blätter im fertigen Zustande, wachsen nicht, während sie den Ernährungsprocess besorgen. Beide Processe können zeitlich und räumlich, d. h. in derselben Zelle zusammenfallen, können aber auch zeitlich und räumlich getrennt sein, und dies ist sogar der gewöhnliche Fall, wie aus § 5 hinreichend zu ersehen ist.

§ 12. Verschiedene Ursachen des Wachsens. Das Wachsen findet, wie überhaupt die Lebensthätigkeit, nur dann statt, wenn gewisse äussere Umstände in günstiger Weise zusammentreffen; als solche sind für das Wachsthum in allen Fällen zu bezeichnen: die Gegenwart von assimilirten Nährstoffen, von Wasser, sauerstoffhaltiger Luft, einer hinreichend hohen Temperatur. Treffen diese Bedingungen oder Ursachen zusammen, so können einzelne Zellen oder ganze Gewebemassen wachsen, vorausgesetzt, dass sie vermöge ihrer Organisation überhaupt wachsthumsfähig sind oder wachsthumsfähige Theile besitzen. Ausserdem können aber, wie wir schon aus dem vorigen Kapitel wissen, noch andere Umstände das Wachsthum, wenn auch nicht hervorrufen oder völlig vernichten, doch es verlangsamen und beschleunigen oder es sonst wie verändern; so das Licht, die Schwere (Gravitation), Druck und Zug. Man könnte jene zuerst genannten als nothwendige, diese letzteren als Nebenbedingungen des Wachsthums bezeichnen. Dabei tritt noch der Unterschied hervor, dass die nothwendigen Bedingungen zugleich ganz allgemein bei jedem Wachsthum zusammentreffen müssen, die Nebenbedingungen überhaupt nur modificirend eingreifen, auch dies nur in gewissen Fällen thun und bei verschiedenen Theilen derselben Pflanze, sowie bei den gleichnamigen Theilen verschiedener Pflanzen in sehr verschiedener Weise sich geltend machen.

Die erwähnten allgemeinen wie die Nebenbedingungen des Wachsens werden der Pflanze durch die Zustände ihrer Umgebung dargeboten, ihr von aussen her aufgenöthigt oder entzogen. Wir können sie daher als äussere Bedingungen oder Ursachen des Wachsthums zusammenfassen, im Gegensatz zu den durch die Organisation gegebenen inneren Wachsthumsbedingungen. Das Vorhandensein der letzteren macht sich zunächst und in augenfälligster Weise darin geltend, dass jeder Pflanzentheil nur während einer gewissen Zeit im Stande ist zu wachsen; ist diese Zeit (der Jugend und Entwickelung) vorbei, so wächst er nicht mehr, auch wenn alle Wachsthumsbedingungen in günstigster Weise zusammentreffen. Es zeigt dieses, dass mit dem Wachsen die innere Organisation Veränderungen erfährt, welche endlich die Fortsetzung desselben Processes unmöglich machen. — Aber auch die noch wachsenden Organe lassen sofort eine gewisse Unabhängigkeit der Qualität ihres Wachsthums von äusseren Bedingungen erkennen; ein Eichenblatt wächst ein für allemal anders als ein Ulmenblatt, eine Eichenfrucht anders als eine Eichenwurzel; die Verschiedenheit dieser Wachsthumsvorgänge macht sich ohne Weiteres in der verschiedenen Form und sonstigen Qualität der Organe geltend, und keine Combination äusserer Bedingungen ist im Stande, einer Wurzel durch verändertes Wachsthum die Form eines Blattes, einem Eichenblatte die Structur eines Ulmenblattes zu geben. Es giebt also gewisse innere Bedingungen des Wachsthums, welche nicht wie das Altern der Organe und wie die nothwendigen äusseren Bedingungen darüber entscheiden, ob überhaupt Wachsthum stattfinden soll, ob es rasch oder langsam verläuft, sondern darüber wie es verläuft, welche specifisch bestimmte Organisation durch das Wachsen erzielt werden soll. Letzteres hängt ganz allein davon ab, aus welcher Mutter- und Vaterpflanze ein gegebenes Pflanzenindividuum entstanden ist, oder mit anderen Worten, welcher Species und Varietät das betreffende Individuum angehört. Die Abstammung entscheidet über die specifische Qualität des Wachsthums, alle übrigen Bedingungen dagegen entscheiden nur darüber, ob

das Wachsthum überhaupt und mit welcher Geschwindigkeit und Energie es stattfinden wird. Diese inneren, der Pflanze angeborenen Bedingungen der Qualität ihres Wachsthums sind etwas historisch Gegebenes, das einmal vorhanden, nicht mehr umgestossen oder ohne Weiteres rückgängig gemacht werden kann, im Gegensatz zu den äusseren Bedingungen, welche bald hervorgerufen, bald beseitigt werden können. Wir dürften daher die inneren und die äusseren Wachsthumsbedingungen auch als historische und physikalische unterscheiden; gewöhnlich jedoch werden die historisch erworbenen Eigenschaften einer Pflanze als ererbte bezeichnet; gegen welchen Ausdruck nichts einzuwenden ist, wenn man nur nicht, wie es nicht selten in neuerer Zeit geschieht, die Erblichkeit als eine Art Naturkraft betrachtet, die einer weiteren Analyse nicht mehr bedürfe. Denn mit der Unterscheidung erblicher, d. h. historisch überkommener von physikalischen Wachsthumsbedingungen soll überhaupt nicht gesagt sein, dass jene nicht auch physikalischen Vorgängen ihre Existenz verdanken, sondern nur, dass ausser dem zufälligen Zusammentreffen physikalischer Bedingungen auch gewisse Eigenschaften maassgebend sind, welche die Pflanze im embryonalen Zustand (im weitesten Sinne des Worts) in Form bestimmter Organisationsverhältnisse durch den Einfluss der Mutter- und Vaterpflanze überkommen hat.

Diese Andeutungen müssen hier genügen: die angeregte äusserst schwierige Frage ist zwar durch weit ausgeholte, subtile Begriffsunterscheidungen klar zu legen, aber nicht befriedigend zu beantworten.

Der experimentalen Untersuchung unmittelbar zugänglich sind nun bloss die physikalischen oder äusseren Ursachen des Wachsthums, indem wir die inneren erblichen einfach als etwas Gegebenes und in der Hauptsache Unveränderliches betrachten müssen; denn wenn es auch gelingt, manche mechanische und chemische Eigenschaften des Gewebes durch äussere Einflüsse zu verändern, so trifft dieses doch niemals den eigentlichen Kern der erblichen Merkmale, wie auch umgekehrt Veränderungen der letzteren, die man als Variationen bezeichnet, ihrerseits niemals durch directe äussere Einwirkungen, sondern nur durch unbekannte innere Veränderungen hervorgerufen werden. Da nun also das specifisch Eigenthümliche der Organisation eines Pflanzentheils etwas uns in seinem Wesen völlig Unbekanntes ist, so muss jede Untersuchung der Wachsthumsvorgänge sich damit begnügen, zu zeigen, wie sie bei constanten inneren Bedingungen verlaufen, welche angebbaren Veränderungen die physikalischen Einwirkungen an den Wachsthumsvorgängen hervorbringen. Man darf sich daher auch nicht wundern, wenn wir hier bei Einwirkung bekannter äusserer Ursachen (des Lichts, der Schwere u. s. w.) Effecte an den Pflanzen hervortreten sehen, die dem an rein physikalische Vorgänge Gewöhnten ganz unerhört scheinen; diese Verwunderung schwindet aber, wenn man beachtet, dass die specifische Organisation eines Pflanzentheils selbst einen Complex von Ursachen repräsentirt, den wir gegenwärtig weder analytisch noch synthetisch verändern und daher nicht beurtheilen können. Gerade in der beständigen Beachtung dieses nun einmal gegebenen Unbekannten, durch welches die physiologischen Effecte so ganz anders ausfallen als die rein physikalischen, liegt der Unterschied der Physiologie und Physik. In ganz besonders auffallender Weise aber macht sich der in der angeerbten Organisation liegende Complex von Wachsthumsbedingungen dahin geltend, dass dieselbe äussere Ursache an specifisch verschiedenen Pflanzen, ja an verschiedenen Theilen der-

selben Pflanze oft ganz entgegengesetzte Effecte hervorbringt. Ebenso nöthig zum richtigen Verständniss der Vegetationserscheinungen ist die Unterscheidung directer und indirecter, oder unmittelbarer und mittelbarer Einwirkungen der äusseren Ursachen auf das Wachsen. Da nämlich das Wachsen zunächst immer von der Gegenwart gewisser assimilirter Nährstoffe abhängt, so können unter Umständen Licht und Temperatur oder andere äussere Ursachen das Wachsthum insofern mittelbar beeinflussen, als von ihnen zunächst auch die Bildung und Bewegung der Baustoffe abhängt. Ausserdem aber ist denkbar und wahrscheinlich, dass auch die mechanischen Vorgänge der Intussusception selbst, auf denen das Wachsthum ganz unmittelbar beruht, von jenen und anderen Ursachen modificirt wird, deren Eingriff also dann ein unmittelbarer bezüglich des Wachsthums ist. Mittelbar kann ferner das Wachsthum eines Theils durch das Wachsen oder die Wegnahme eines anderen Theils befördert oder gehindert werden.

Uebrigens ist das in den angeerbten Eigenschaften der Organismen liegende Unbekannte keineswegs ohne Analogie in der unorganischen Natur; auch die Chemiker und Physiker müssen die Eigenthümlichkeiten der Elementarstoffe einstweilen als etwas Gegebenes und an sich Unbekanntes hinnehmen. Der Complex von Eigenschaften durch den sich ein für allemal ein Eisentheilchen von einem Sauerstofftheilchen unterscheidet, ist ebenso unbekannt und viel unveränderlicher als der Complex von physiologischen Ursachen, der die angeerbten Eigenschaften einer Eiche von denen einer Tanne unterscheidet.

Was die oben gebrauchte Bezeichnung historischer Eigenschaften für die angeerbten specifischen Eigenthümlichkeiten der Pflanze betrifft, so ist dieser Ausdruck im Sinne der Descendenztheorie nicht metaphorisch, sondern in seiner eigentlichen Bedeutung zu nehmen: die specifischen Eigenschaften, welche das Wachsthum jedes Organs qualitativ bestimmen, sind nach und nach im Laufe der Zeiten, d. h. in der Aufeinanderfolge der Generationen entstanden, wofür im letzten Capitel dieses Buches die Hauptbeweise angedeutet werden; hier sei nur das hervorgehoben, dass die Annahme des historischen Werdens der specifischen Eigenschaften die einzige Möglichkeit eröffnet, dereinst eben diese specifischen Eigenschaften nach den Gesetzen der Causalität im Einzelnen zu verstehen; wenn dies auch gegenwärtig nur erst in den allgemeinsten Umrissen möglich ist. — Die hier gebrauchte Anwendung der Worte historisch und physikalisch könnte sich der Anfänger übrigens etwa in folgender Weise an einem anderen Objecte verständlich machen. Die Natur der geologischen Formationen der Erdrinde ist wesentlich nur historisch begreiflich, weil nur an bestimmten Orten und zu bestimmten Zeiten die Bedingungen zusammentrafen, welche z. B. den Quadersandstein, oder den devonischen Schiefer erzeugten. Die Entstehung dieser Gesteine beruht in jeder Einzelheit auf physikalischen und chemischen Vorgängen, nur mussten gewisse andere physikalische Veränderungen der Erdrinde vorausgegangen sein, damit gerade diese Gesteine an diesen Orten zu dieser Zeit entstehen konnten. Die Entstehung eines Kochsalzkrystalls dagegen kann zu jeder Zeit beliebig hervorgerufen werden, indem man die Bedingungen dazu willkürlich combinirt. Krystallpseudomorphosen können im Grunde ebenfalls nur historisch erklärt werden, obgleich es gewiss ist, dass dabei die bekannten physikalischen und chemischen Eigenschaften der Stoffe allein thätig sind. Man sieht also, und das ist der Zweck dieser Bemerkung, dass die historische Erklärung einer Naturerschei-

ıng nicht ihre physikalische Erklärbarkeit ausschliesst, sondern sie involvirt, o es sich um Naturerscheinungen handelt; und dieser Satz ist auf die angeerb-n oder historisch gewordenen Eigenschaften der Pflanzenspecies anzuwenden, enn auch die Anwendung in praxi viel schwieriger ist, als in jenen Fällen der ıorganischen Natur.

§ 13. Allgemeine Eigenschaften wachsender Pflanzentheile[1]. ın der Betrachtung derselben können wir die in Zellen vorkommenden echten ystalle ganz ausschliessen, da sie sich in ihren allgemeinen Eigenschaften von ın ausserhalb der Pflanze vorkommenden nicht unterscheiden. Dagegen zeigen e organisirten Elementargebilde, das Protoplasma, der Kern, die Chlorophyll-ırner, Stärkekörner und Zellhäute Eigenschaften, die sie vor allen unorganischen ırpern voraushaben. Sie sind 1) sämmtlich quellungsfähig, d. h. im Stande asser oder wässrige Lösungen mit solcher Kraft zwischen ihre festen Partikeln ıfzunehmen, dass diese dadurch aus einander gedrängt werden; das ganze Ge-lde gewinnt dadurch an Umfang und kann dabei auf seine Umgebung nam-fte Druckwirkungen geltend machen. Wird dem gequollenen organischen Kör-r Wasser irgendwie entzogen, so rücken seine Theile näher zusammen und zwar ch dies mit solcher Kraft, dass das Ganze auf benachbarte und mit ihm ver-ndene Theile namhafte Zerrungen ausüben kann, wie z. B. das Aufspringen strocknender Kapseln zeigt. Kann somit die Quellung und Austrocknung der ganisirten Theile auf ihre Umgebung, d. h. zunächst auf andere organisirte eile formändernd einwirken, so ist die Quellbarkeit von noch grösserer Bedeu-ıg insofern, als in ihr die Möglichkeit des allgemeinen Säfteaustausches inner-b der einzelnen Zelle wie ganzer Gewebemassen gegeben ist; damit das Wachs-ım durch Intussusception stattfindet, müssen die aufgelösten Baustoffe durch bibition zwischen die Partikeln der wachsenden Gebilde eintreten können und selbst chemische Processe stattfinden, welche aus den gelösten Baustoffen feste tikeln zwischen den vorhandenen erzeugen, durch welche die organische Masse Volumen und ihre Gestalt ändert (§ 1 des III. Buches).

2) Eine zweite allgemeine Eigenschaft der organisirten Theile besteht darin, s sie unter ganz gleichen äusseren Bedingungen, nur veranlasst durch innere änderungen, ihre Formen ändern; fast jedes Wachsthum ist mit Formver-lerungen verbunden. Wir können diese Thatsachen dadurch kürzer bezeich-ı, dass wir den organisirten und noch wachsthumsfähigen Gebilden innere Ge-tungskräfte oder Gestaltungstriebe zuschreiben, wobei freilich nicht zu ver-sen ist, dass damit nur ein Wort für einen noch unbekannten Complex von ıachen gegeben ist. Vermöge dieser inneren Gestaltungsursachen sind die or-ıisirten Gebilde ebenfalls im Stande Widerstände zu überwinden; so gelingt z. B. den ihre Form beständig ändernden Plasmodien trotz ihrer anscheinend ıartigen, jedenfalls sehr weichen Beschaffenheit, ihr eigenes Gewicht überwin-ıd, an festen Körpern empor zu kriechen; ebenso geschieht das Wachsthum ; Holzes mit Kräften, welche den sehr beträchtlichen Druck der umgebenden ıde überwinden.

3) Wenn nun aber auch die inneren Ursachen der Gestaltungsvorgänge im ınde sind, gewisse Hindernisse zu überwinden, so ist doch andererseits gewiss,

---

1) Vergl. Nägeli und Schwendener: Das Mikroskop. Leipzig 1867. p. 402 ff.

dass das Wachsthum seinerseits auch von äusseren Einwirkungen, welche die Formen fester Körper verändern können, wie Druck, Zug, Dehnung, Biegung, mit beeinflusst wird. Die hierüber vorliegenden Beobachtungen werden in den folgenden §§ zusammengestellt; vorerst aber ist es nöthig, uns über die Bedeutung einiger Ausdrücke zu verständigen, deren Anwendung dabei vielfach nöthig sein wird.

Wie die nicht organisirten festen Körper setzen auch die organisirten, je nach ihrer Beschaffenheit, äusseren Einwirkungen, welche ihre Form zu verändern streben, einen mehr oder minder grossen Widerstand entgegen; sie werden danach als harte oder weiche Körper unterschieden; jenes, wenn der Widerstand sehr bedeutend ist, wie bei manchen verholzten oder verkieselten Zellhäuten; dieses, wenn er sehr gering ist, wie bei dem Protoplasma, den Chlorophyllkörnern, stark gequollenen und nicht mehr wachsenden Zellhäuten (z. B. Traganthgummi). Gebilde, welche eher den Zusammenhang ihrer Theile aufgeben, als dass sie unter Druck und Zug ihre Form merklich ändern, sind spröde, wie die Stärkekörner und Aleuronkrystalloide; sind dagegen beträchtliche Formänderungen möglich, so heissen sie dehnbar, gleichgiltig ob dieses durch Zug oder Druck geschieht; es leuchtet ein, dass die Biegungsfähigkeit auf einem gewissen Grade von Dehnbarkeit beruht, indem die concav werdende Seite des gebogenen Theiles zusammengedrückt, die convexe verlängert wird. Alle diese Eigenschaften sind relativ, und derselbe Körper kann je nach der Art der äusseren Einwirkung verschiedenes Verhalten zeigen; so verhält sich z. B. einem raschen Stoss gegenüber eine wachsende Wurzelspitze wie ein spröder Körper und bricht leicht, während sie für langsame Biegung dehnbar ist.

Ist ein dehnbarer Körper durch Druck, Zug, Biegung in seiner Form verändert worden, und wird er dann sich selbst überlassen, so kann er die ihm aufgenöthigte Form nun beibehalten; er heist in diesem Falle unelastisch. Nimmt er dagegen die ursprüngliche Form wieder an, so ist er elastisch. Sind die von aussen aufgenöthigten Formänderungen gering, so pflegen sie an dem sich selbst überlassenen Körper wieder vollkommen ausgeglichen zu werden; innerhalb dieser Grenzen sind die Körper vollkommen elastisch; überschreitet jedoch die Dehnung oder Formänderung gewisse, von der Natur des Körpers und der Dauer der Einwirkung abhängige Grenzen, so nimmt er seine frühere Form nicht wieder genau an. Diejenige äusserlich aufgenöthigte grösste Formveränderung, welche noch eine vollständige Restitution der ursprünglichen Form gestattet, bestimmt die Elasticitätsgrenze; wird diese aber überschritten, so behält der gedehnte Körper zum Theil die ihm äusserlich aufgenöthigte Form, und in je höherem Grade dies geschieht, desto unvollkommener ist seine Elasticität. Uebrigens scheint es, als ob alle Körper für jede lange dauernde Dehnung oder Formveränderung unvollkommen elastisch wären, und als ob für lange dauernde auch sehr schwache Einwirkungen keine Elasticitätsgrenze bestände. In allen diesen Punkten verhalten sich organisirte, zumal wachsende Pflanzentheile, wie unorganische Körper; es ist dabei jedoch zu beachten, dass die erklärten Ausdrücke überall nur den äusserlich wahrnehmbaren Effect bezeichnen, den formändernde Kräfte zu Wege bringen, während die inneren Veränderungen, welche denselben äusseren Effect vermitteln, bei verschiedenen Körpern sehr verschieden sein können. Die Steifheit, d. h. der Widerstand gegen Biegung z. B. beruht bei einem Holzcylinder

offenbar auf ganz anderen inneren Zuständen, als bei einem saftigen, vorwiegend aus Parenchym bestehenden Stengel oder einer solchen Wurzel, wie ohne Weiteres aus der Erfahrung folgt, dass der Holzcylinder durch Wasserverlust unbiegsamer, ja geradezu spröde wird, während die Biegsamkeit des saftigen Parenchyms dadurch sich erhöht. Dieser Unterschied wird verständlich, wenn man beachtet, dass die Biegsamkeit des Holzcylinders unmittelbar aus der Biegsamkeit der Holzzellenwände, die nicht geschlossen sind und nicht turgesciren, resultirt, wogegen die Biegsamkeit des parenchymatischen Gewebes auf den Formveränderungen der turgescirenden allseitig geschlossenen Parenchymzellen beruht, wobei die Dehnbarkeit und Elasticität der Zellenwände nur in untergeordneter Weise in Betracht kommt; diese Formänderungen aber finden um so leichter statt, je geringer der Turgor der Zellen ist; ein parenchymatisches Gewebe lässt sich vergleichen mit einer Vereinigung von Blasen, deren jede mit Wasser gefüllt ist; sind sie sämmtlich durch das eingefüllte Wasser straff gespannt, so ist jede Blase und ebenso das Ganze straff und steif; enthalten sie dagegen nur so viel Wasser, dass die Blasenwände demselben eben nur anliegen ohne gespannt zu sein, so ist jede einzelne Blase schlaff, ebenso das Ganze, welches sich nun leicht hin- und herbiegen lässt. Ein Parenchymkörper kann also straff und steif sein, auch wenn seine Zellwände sehr dünn und sehr biegsam sind, wenn sie nur fest genug sind, um durch den Druck des sie ausdehnenden Wassers nicht zersprengt zu werden oder dieses selbst ausfiltriren zu lassen. — Was dagegen die Biegsamkeit und Elasticität der einzelnen durchtränkten Zellwand oder eines Stückes derselben betrifft, so darf auch diese nicht ohne Weiteres mit der einer ganz trockenen Zellwand oder gar mit der eines Metallstreifens verglichen werden, wie schon Nägeli und Schwendener (l. c. 405) zeigten. »Betrachten wir«, sagen die Verfasser, »zunächst ein isolirtes und mit Wasser durchtränktes Membranstück, etwa eine Lamelle aus einem Caulerpa-Thallus, eine bis zum Verschwinden des Lumens verdickte Bastfaser, eine Spiralfaser u. s. w., so ergiebt sich aus dem Verhalten derselben zum polarisirten Licht, dass Streckungen, Biegungen und andere ähnliche Einwirkungen die Anordnung der Atome in den krystallinischen Molekülen nicht merklich ändern, dass somit bloss die Entfernungen der Moleküle unter sich vergrössert oder verkleinert werden. Andererseits ist bekannt, dass das Wasser in imbibirten Membranen mit grosser Kraft zurückgehalten wird, und die mikroskopische Beobachtung lehrt, dass dasselbe durch Biegen und Comprimiren des Objects sich nicht herauspressen lässt. Es bleibt demzufolge nichts anderes übrig, als anzunehmen, dass der Wassergehalt einer Membran im gespannten Zustand derselbe sei wie im neutralen. Die Wassertheilchen werden also durch äussere Kräfte bloss verschoben, aber nicht verdrängt (herausgepresst); sie bewegen sich z. B. beim Biegen eines Objects von der concaven nach der convexen Seite hinüber, füllen aber nach wie vor die Molecularinterstitien der Substanz vollständig aus und nehmen, da die Summe ihrer Spannungen nur wenig geändert ist, auch nahezu denselben Raum ein. Wenden wir jetzt dasselbe Raisonnement auf interstitienlose safterfüllte Gewebe an, so ist an und für sich klar, dass die Membranen hier ebensowenig, wie im vorhergehenden Fall, eine Volumenänderung veranlassen. Das Nämliche gilt aber auch von der in den Zellen enthaltenen Flüssigkeit. Es kann sich also nur noch fragen, ob vielleicht die Spannungsänderungen, welche durch äussere Kräfte bewirkt werden, die Permeabilität der

Membranen, wenigstens stellenweise, modificiren. Wäre dies der Fall, so müsste durch Zusammendrücken eines Gewebes, weil dadurch der hydrostatische Druck (Turgor) jedenfalls nicht verkleinert, der Widerstand der Membran aber geschwächt würde [1], offenbar ein Theil der Zellflüssigkeit herauspresst werden, bis der hydrostatische Druck dem verminderten Widerstand der Membranen wieder das Gleichgewicht hielte. In gleicher Weise müsste das Auseinanderziehen eines Gewebes ein Einströmen von Wasser oder, wenn das Object isolirt ist, die Bildung eines leeren Raumes zur Folge haben (natürlich nur dann, wenn die Haut keine Falten wirft. Sachs). Sind dagegen die Spannungsänderungen, wie sie in der Pflanze vorkommen, ohne merklichen Einfluss auf die Permeabilität, so verhalten sich die Gewebe wie imbibirte Membranen, sie nehmen in jedem beliebigen Zustand der Spannung [2]) immer denselben Raum ein [3]).«

Zur Beurtheilung mancher im Folgenden zu beschreibenden Vorkommnisse ist es nöthig, eine klare Vorstellung von den Veränderungen zu haben, die eine mit Saft gefüllte Zelle bezüglich ihres Turgors erleidet, wenn dieselbe durch äussere Kräfte zusammengedrückt oder ausgedehnt oder einfach gebogen wird, wobei wir unter Turgor den hydrostatischen Druck verstehen, den das endosmotisch aufgenommene Wasser auf die Zellwand allseitig mit gleicher Grösse geltend macht, ein Druck, den die Zellhaut ihrerseits vermöge ihrer Elasticität auf den Inhalt erwiedert, so zwar, dass in einer turgescirenden Zelle die Haut gedehnt, der Inhalt gedrückt zu denken ist. Der Anfänger wird wohl thun, sich von diesem Zustand gegenseitiger Spannung der Haut und des Saftes einer Zelle eine klare Vorstellung dadurch zu erwerben, dass er ein kurzes, weites Glasrohr zuerst auf der einen Seite mit einer sehr festen, frischen, löcherfreien Schweinsblase verbindet, sodann eine concentrirte Zucker- oder Gummilösung einfüllt und endlich auch die andere Oeffnung mit dichter Blase verbindet. Diese künstliche Zelle, in Wasser gelegt, nimmt solches mit grosser Kraft endosmotisch auf, die schon vorher straff gespannten Blasenstücke wölben sich halbkugelig vor und sind sehr resistent gegen Druck. Sticht man in eine so gespannte Haut mit einer feinen Nadel, so springt ein mehrere Fuss hoher Wasserstrahl hervor. Die das Wasser mit solcher Gewalt hinaustreibende Kraft ist die Elasticität der gespannten Blasenstücke; die Ursache aber, durch welche die Elasticität in Spannung versetzt wurde, ist die endosmotische Anziehung des Wassers durch den in der Zelle enthaltenen Stoff. — Nehmen wir nun für eine allseitig geschlossene Pflanzenzelle einen Grad des Turgors an, bei welchem die Haut zwar merklich gespannt, aber doch noch einer weiteren Spannung fähig ist ohne zu reissen, denken wir uns diese Haut dehnbar und elastisch, wie es der Natur zumal wachsender, nicht verholzter Zellhäute entspricht, so stellt sich die Frage: welche Aenderungen erleidet der Turgor der Zelle, wenn dieselbe durch äussere Kräfte ausgedehnt

---

1) Diese Worte sind nicht recht verständlich; jedenfalls wird, wie wir gleich sehen werden, durch Druck von aussen auf eine turgescirende Zelle der Turgor, die Spannung der Haut gesteigert; ihr Filtrationswiderstand kann dabei endlich überschritten werden.

2) Spannung bedeutet hier offenbar Biegung, Dehnung und Druck durch äussere Kräfte.

3) Die l. c. § 873 erhobenen Bedenken wegen der Alteration der Molekülestructur der Zellhäute durch grobe mechanische und chemische Eingriffe sind für unsere folgenden Betrachtungen unerheblich.

oder zusammengedrückt oder sonst in ihrer Form verändert wird? In ebenso einfacher als anschaulicher Weise lässt sich diese Frage durch die einfache Vorrichtung Fig. 448 für unseren Zweck genügend beantworten. Sei *K* ein weites und dickwandiges Kautschukrohr, unten verschlossen durch das bei *g* geschlossene Glasrohr *S*; nach der Füllung von *K* mit Wasser, wird das unten bei *o* weite und offene Glasrohr *R* eingesetzt und festgebunden; man sorgt dafür, dass das Wasserniveau in dem dünn ausgezogenen oberen Ende des Rohres *R* etwa bei *n* steht. Um der Kautschukwand, die uns hier die Zellwand versinnlicht, von vorneherein eine genügende Spannung zu geben, ist es zweckmässig das dünne Ende von *R* etwa 20—30 Ctm. lang zu machen und das Niveau *n* entsprechend zu erhöhen. Der dicke Theil von *R* wird in einen Halter gespannt, so dass die Zelle herabhängt. Es stellt sich so ein Gleichgewichtszustand zwischen der Elasticität der Kautschukwand und dem hydrostatischen Drucke her, der sich mit dem Turgor der Pflanzenzelle vergleichen lässt, und in diesem Zustande stehe das Wasserniveau bei *n*. — Zieht man nun das Rohr S abwärts, so wird die elastische Wand verlängert und zugleich verengt, dabei aber das Volumen des von ihr umschlossenen Raumes erweitert, wie man an dem Sinken des Niveaus im engen Glasrohr bemerkt. Stösst man dagegen das Glasrohr *S* von unten nach oben, wobei die Kautschukwand so zusammengedrückt wird, dass keine Biegung oder Knickung in *R* entsteht, so wird der von *R* verschlossene Raum verkleinert, wie das Steigen des Niveaus *n* erkennen lässt; dasselbe geschieht bei jeder Biegung, die man dem Rohr *R* ertheilt, und ebenso, wenn man dieses von irgend einer Seite her drückt.



Fig. 448. Vergl. den Text.

Nun ist ersichtlich, dass wenn das obere Glasrohr bei *n* geschlossen wäre, wobei ein Auf- und Absteigen des Niveaus *n* nicht möglich wäre, dass jede Veränderung, welche vorher ein Steigen bewirkte, jetzt eine Vermehrung des hydrostatischen Druckes und umgekehrt bewirken müsste. Es lässt sich nun also aussagen, dass an einer geschlossenen und turgescirenden Zelle jeder von aussen her einwirkende Druck, ebenso jede Krümmung den Turgor steigert, jede Dehnung der Zelle ihn vermindert. Denkt man sich nun z. B. einen ursprünglich geraden, saftigen Stengel oder eine wachsende Wurzel gebogen, so werden die Zellen der convexen Seite ausgedehnt, die der concaven zusammengedrückt, dem entsprechend vermindert sich in jenen der Turgor, während er in diesen steigt. Sehr anschaulich bestätigt sich diese Folgerung, wenn man ein recht saftiges, kräftig wachsendes Internodium von Vitis vinifera langsam aber stark biegt, bis es etwa einen Halbkreis beschreibt; man bemerkt, wie während des Biegens auf der concaven (zusammengedrückten und verkürzten) Seite zahlreiche kleine Wassertropfen aus der Epidermis, reihenweise geordnet, hervortreten. Ob sie aus Rissen kommen oder durch die Zellwände hindurchgedrückt werden, ist gleichgültig, jedenfalls zeigen sie, dass die Zellen

auf der concaven, zusammengedrückten Seite unter höherem Turgor stehen als im geraden Internodium.

Bei dem jetzigen Stand unserer Kenntnisse, mussten, wenn wir uns nicht auf unsichere Speculationen einlassen wollen, die vorstehenden Betrachtungen dürftig genug ausfallen; sie weisen aber wenigstens auf Vorgänge hin, welche im Inneren wachsender Pflanzenorgane dann zu berücksichtigen sind, wenn diese durch äussere Kräfte, Druck, Zug, Zerrungen, Biegungen u. dergl. erfahren. Lassen wir aber diese inneren Veränderungen einstweilen ausser Acht, so hat auch der rein äussere Effect der oben genannten Einflüsse ein Recht auf grössere Beachtung, als ihm bisher zu Theil geworden [1]). Von bedeutendem Nutzen wäre z. B. die Beantwortung der Fragen: an welcher Stelle ein wachsendes Internodium, eine Wurzel, ein Blatt u. dgl. die grösste Dehnbarkeit, Biegsamkeit, Elasticität besitzt; ob diese Stelle mit der des eben stattfindenden stärksten Wachsthums zusammenfällt oder nicht, ferner, wie vollkommen die Elasticität solcher Organe ist u. dergl. Wir werden sehen, dass selbst die ziemlich rohe Beobachtung in dieser Richtung Ergebnisse liefert, welche ältere Irrthümer beseitigen und neue vermeiden lassen.

Verglichen mit der der fertigen ausgewachsenen Internodien und Theile von Internodien ist die Dehnbarkeit rasch wachsender Theile sehr beträchtlich, ihre Elasticität dagegen sehr unvollkommen; je mehr sich aber das Holz einer wachsenden Stelle des Organs ausbildet, desto mehr steigt die Elasticität, desto mehr aber sinkt auch die Dehnbarkeit. Bei jungen (nicht verholzten) Wurzeln dagegen ist umgekehrt der Wiederstand gegen Biegung an jüngsten Theilen grösser als an älteren, zumal solchen, welche ihr Längenwachsthum vor einiger Zeit beendigt haben. Wurzelspitzen, sehr junge Blattanlagen und Stammenden im Knospenzustand verhalten sich gegen Stoss und Druck meist spröde, für langsame dauernde Einwirkungen dieser Art dagegen sind sie nachgiebig, plastisch; ein Zustand, der während des Wachsthums einer zunehmenden Resistenz gegen plötzliche Angriffe, anfangs durch zunehmende Dehnbarkeit, später durch steigende Elasticität, Platz macht.

An rasch wachsenden Stengeltheilen, Blättern, Wurzeltheilen wird selbst durch momentane Biegungen die Elasticitätsgrenze leicht überschritten, und sie behalten, frei gelassen, immer eine, wenn auch geringere, doch noch beträchtliche Biegung bei, ja es gelingt oft, zumal an Wurzeln und dünnen Internodien, ihnen durch einigemal wiederholte Biegung mit den Fingern eine beliebige Form zu geben, wie einem Wachsfaden oder einem geglühten Eisendraht, ohne dass etwa die Wachsthumsfähigkeit dadurch irgendwie gefährdet würde. Noch sicherer wird dieser Effect erreicht, wenn die Biegung des wachsenden Gebildes eine, wenn auch wenig energische doch dauernde ist; so werden die Stiele vieler Blüthen durch das Gewicht der letzteren abwärts gebogen, und sie behalten diese Krümmung bei, auch wenn die Last entfernt wird, bis ein neuer Wachsthumszustand grössere Elasticität und Festigkeit den Geweben ertheilt, wo sie dann unter dem Einfluss der Schwere auf der Unterseite stärker wachsend sich aufrichten und die nun noch vergrösserte Last der Frucht emporheben; wie Fritillaria imperialis, Anemone pratensis u. v. a. Pflanzen mit nickenden Blüthen und aufrechten Früch-

1) Vergl. De Candolle: Pflanzen-Physiologie 1833. I, p. 11.

ten deutlich zeigen; in anderen Fällen jedoch wird die anfänglich nur äusserlich aufgenöthigte Krümmung eine bleibende und durch Wachsthumsprocesse im Gewebe selbst fixirt, wie an den Fruchtstielen von Solanum Dulcamara.

Eine der auffallendsten hierher gehörigen Erscheinungen ist die, dass ein seitwärts eintreffender Stoss unterhalb eines rasch wachsenden Internodiums, eine längere Zeit bleibende Krümmung in derjenigen Lage bewirkt, die das Internodium durch den Stoss zuerst annahm; dasselbe geschieht, wenn man den Gipfel des Sprosses mit der Hand fasst und ihm eine ähnliche Krümmung ertheilt, wie sie der Stoss hervorgebracht hatte. Es bleibt eine sehr beträchtliche Krümmung zurück, vermöge deren der Gipfel eine nickende Lage bekommt. Doch kann während des darauf folgenden Wachsthums diese Krümmung wieder ausgeglichen werden.

Eine genaue und ausführliche Bearbeitung der Elasticitätsverhältnisse wachsender Sprosse, Wurzeln, Blättern liegt bis jetzt nicht vor und ist, wie ich mich überzeugt habe, mit beträchtlichen Schwierigkeiten verbunden. Zur Beurtheilung mancher in diesem Capitel zu beschreibenden Vegetationserscheinungen genügen übrigens auch schon Beobachtungen, welche mit dem einfachsten Methoden und Hilfsmitteln zu gewinnen sind, wie die hier mitgetheilten und von mir ausgeführten.

a) Dehnung von wachsenden Internodien. An ganz frischen unten und oben abgeschnittenen Stengelstücken wurden am oberen und unteren Ende je eines Internodiums mit chineschem Tusch feine Striche als Marken angebracht. Ober- und unterhalb der Marken wurde der Spross mit den beiden Händen gefasst und auf einer Millimetertheilung liegend, so stark als möglich, aber ohne dass die Gefahr des Reissens eintrat, gedehnt[1]; das Uebrige zeigt die Tabelle:

	Name der Pflanze.	Ursprüngliche Länge des Internodiums:	Wurde gedehnt um Proc. der Länge:	Restirt eine bleibende Verlängerung von:
1)	Cimicifuga racemosa . . .	296 Mm.	6,8 Proc.	3,5 Proc.
2)	Sambucus nigra	26 -	18,0 -	5,4 -
	das nächst ältere Internodium	65 -	3,1 -	1,1 -
	noch älteres Internodium .	115 -	0,8 -	0,0 -
3)	Aristolochia Sipho . . .	102,5 -	4,4 -	1,0 -
	nächst älteres Internodium .	242 -	2,2 -	0,4 -
4)	Aristolochia Sipho . . .	33,5 -	10,4 -	1,5 -
	nächst älteres Internodium .	252,5 -	1,8 -	0,4 -
5)	Aristolochia Sipho . . .	71,5 -	6,3 -	3,5 -
	nächst älteres Internodium .	226 -	2,6 -	0,8 -

So unvollkommen auch die Beobachtungsmethode war, zeigen diese Zahlen doch, 1) dass die wachsenden Internodien in hohem Grade dehnbar sind, 2) dass Dehnbarkeit mit zunehmendem Alter abnimmt, 3) dass die Elasticität mit zunehmendem Alter zunimmt, vollkommener wird.

1) Diese etwas primitive Methode der Dehnung, die natürlich ein genaues Maass der Dehnbarkeit verschiedener Internodien nicht liefert, wurde deshalb angewendet, weil die Dehnung durch Gewichte Befestigungen der Sprosse nöthig macht, die mit grossen Uebelständen verbunden sind.

b) Biegungselasticität wachsender Internodien. Von ganz fi
schen turgescenten Sprossen wurden Internodien oben und unten abgeschnitte
auf einem Carton mit concentrischen Kreisen mittelst beider Hände so geboge
dass die Axe des Internodiums nahezu mit einem der Kreise zusammenfiel, dess
bekannter Radius als Krümmungsradius in der Tabelle verzeichnet ist. Da
wurde das Internodium sich selbst überlassen und seine restirende Krümmu
ebenso bestimmt; die Biegung wurde dann nach der entgegengesetzten Seite au
geführt u. s. w., wie die Tabelle zeigt. Endlich wurde das Internodium mit (
concaven Seite auf den Maassstab gelegt und diesem grade angedrückt:

Name der Pflanze.	Länge des Internodiums.	Gekrümmt auf den Radius.	Geht zurück auf den Krümmungsradius.	Dicke des Interndiums i seiner Mi
Valeriana off. Stiele junger Inflorescenzen.				
Gerade	200 Mm.	— Cm.	— Cm.	6 Mm.
1) Gebogen	— -	4 -	13 -	— -
2) Entgegengesetzte Biegung	— -	4 -	21 -	— -
3) Wie bei 1) gebogen . .	— -	4 -	23 -	— -
4) Wie bei 2) gebogen . .	— -	4 -	24 -	— -
Gerade gelegt	201,5 -	— -	— -	— -
Cimicifuga racemosa.				
Gerade	165 -	— -	— -	5 -
1) Gebogen	— -	5 -	19 -	— -
2) Umgekehrt gebogen . .	— -	5 -	22 -	— -
Gerade gelegt	165,5 -	— -	— -	— -
Heracleum sibiricum. Doldenstiel.				
Gerade	165,5 -	— -	— -	5 -
1) Gebogen	— -	5 -	18 -	— -
2) Entgegengesetzt gebogen .	— -	5 -	23 -	— -
3) Wie 1) gebogen . . .	— -	5 -	25 -	— -
4) Wie 2) gebogen . . .	— -	5 -	22 -	— -
Gerade gelegt	167,0 -	— -	— -	— -
Vitis vinifera. Junges Internod.				
Gerade	47,5 -	— -	— -	5,8 -
1) Gebogen	— -	2 -	4 -	— -
2) Entgegengesetzt gebogen .	— -	2 -	6 -	— -
3) Wie 1) gebogen . . .	— -	2 -	6 -	— -
4) Wie 2) gebogen . . .	— -	2 -	9 -	— -
Gerade gelegt	47,5 -	— -	— -	— -
Aelteres Internodium.				
Gerade	133,8 -	— -	— -	7 -
1) Gebogen	— -	4 -	8 -	— -
2) Entgegengesetzt gebogen .	— -	4 -	17 -	— -
3) Wie 1) gebogen . . .	— -	4 -	11 -	— -
4) Wie 2) gebogen . . .	— -	4 -	25 -	— -
Gerade gelegt	133,0 -	— -	— -	— -

Diese einer längeren Beobachtungsreihe entnommenen Beispiele zeigen: ss wachsende Internodien sehr biegsam sind, 2) dass die ihnen aufgenöthigte ıng nicht ausgeglichen wird, dass die Biegungselasticität sehr unvollkommen) dass wiederholt entgegengesetzte und gleiche Biegungen immer geringere [1]) ımungen übrig lassen, 4) dass eine kräftige Biegung und noch mehr wieder- und entgegengesetzte Biegungen das Internodium erschlaffen lassen, es ver- dabei an Steifheit, worüber in der Tabelle keine besonderen Angaben ge- t sind. 5) Die drei ersten Beispiele zeigen das hin und hergebogene Interno- ein wenig verlängert, die beiden letzten dagegen lassen keine Verlängerung, ›tzte sogar eine deutliche Verkürzung in Folge des Hin- und Herbiegens er- ɔn.

:) Längenänderung der concaven und convexen Seite des ge- ·nen Internodiums. Auch hier wurde wie unter b) die Biegung mit den en bewirkt und auf einem Carton mit concentrischen Kreisen der Krüm- ;sradius gemessen. Die ursprüngliche Länge sowohl wie die Länge der con- und convex gebliebenen Seite (nach dem Freilassen des Objects) wurde ls eines sorgfältig angelegten Cartonstreifens gemessen, der eine Millimeter- .ng enthält. Um grosse Differenzen der concaven und convexen Seite zu nmen, wurden sehr dicke Internodien ausgesucht, die Dicke in der Mitte ssen.

Name der Pflanze.	I. Länge des Internodiums.	II. Gebogen auf den Radius.	III. Geht zurück auf den Radius.	IV. Verkürzung der concaven Seite von III.	V. Verlängerung der convexen Seite von III.
›hium perfoliatum. 13,2 Mm. dick.					
erade	185 Mm.	— Cm.	— Cm.	— Mm.	— Mm.
ebogen	— -	14 -	26 -	1 -	2 -
ntgegengesetzt gebogen .	— -	14 -	30 -	1 -	1,5 -
erade gelegt	185 -	— -	— -	— -	— -
ılaria macrophylla. 7,5 Mm. dick.					
erade	199 -	— -	— -	— -	— -
ebogen	— -	6 -	17 -	3,5 -	4 -
ochmals ebenso	— -	5 -	13 -	3,5 -	4,5 -
ntgegengesetzt gebogen .	— -	6 -	30 -	0,5 -	1,5 -

Diese Beobachtungen zeigen, wie zu erwarten war, dass die bleibende Bie- eines Internodiums mit einer bleibenden Verkürzung der concaven und einer ɔnden Verlängerung der convexen Seite verbunden ist.

d) Der Ort der stärksten Biegsamkeit und zugleich der geringsten icität wachsender Sprosse scheint mit derjenigen Stelle zusammenzufallen, as Maximum der Wachsthumsgeschwindigkeit (s. weiter unten § 17) herrscht bereits vorüber ist, an genaueren Bestimmungen darüber feht es jedoch. ›idet man verschiedene rasch wachsende Sprosse unten an einer Stelle ab, ›in Längenwachsthum mehr stattfindet, nimmt man diese Stelle in die eine,

[1]) Die Krümmung ist um so geringer, je grösser der Krümmungsradius.

die Endknospe (nach Entfernung etwaiger älterer Blätter) in die andere Hand, und biegt man den Spross durch einen Zug an der Knospe ziemlich stark, so überzeugt man sich mit Hilfe eines Kartons, auf dem ein System concentrischer Kreise verzeichnet ist, dass die stärkste Krümmung (mit dem kleinsten Krümmungsradius) an einer Stelle eintritt, die von der Knospe weit entfernt ist, oft 10—20 Cm. weit, einer Stelle, an welcher man (so lange directe Beobachtungen nicht vorliegen) aus anderen Indicien das stärkste Längenwachsthum oder bereits die Abnahme desselben vermuthen darf. Sowohl oberhalb wie unterhalb, also an jüngeren wie älteren Theilen des Sprosses (oder auch des einzelnen Internodiums) ist die Krümmung geringer, der Krümmungsradius grösser, und die Stellen geringster Krümmung gehen unmerklich in die der stärksten über. Es folgt daraus ohne Weiteres, dass ein längeres Stück der Krümmung in diesen Fällen nicht als Kreisbogen betrachtet und nicht als ein solcher zu Längenberechnungen benutzt werden darf; die oben unter b) und c) genannten Krümmungsradien repräsentiren daher auch nur Annäherungswerthe, die nur ungefähr eine Vorstellung von den dort beobachteten Krümmungen geben sollen.

Bei Hauptwurzeln von Keimpflanzen von Vicia Faba, Pisum, Zea u. a., die bereits 5—15 Ctm. lang waren, überzeugte ich mich durch ein ähnliches Verfahren, dass die biegsamste und am wenigsten elastische Stelle weit hinter derjenigen Stelle liegt, wo das Längenwachsthum bereits völlig aufgehört hat[1]).

e) Verhalten wachsender Sprosse gegen plötzliche Krümmung durch Stösse, Schläge und Erschütterung. Werden aufrechte, im Wachsen begriffene Sprosse[2]) an einem unteren Theil, dessen Längenwachsthum beendigt ist, plötzlich heftig angestossen, so schreitet die dadurch hervorgebrachte Krümmung des gestossenen Theils in Form einer Welle empor, so dass unmittelbar nach dem Stoss oder Schlag, der den unteren Theil getroffen hat, der freistehende Gipfel eine starke Krümmung ausführt, deren Concavität auf der Seite liegt, von welcher der Stoss oder Schlag unten eintraf; vermöge der Elasticität des gekrümmten Theils schnellt der Gipfel sodann zurück, aber da, wie wir gesehen haben, die Elasticität sehr unvollkommen ist, so ist die Rückwärtskrümmung geringer als die erste unmittelbar nach dem Schlag eingetretene; sobald nun der Spross nach einigen Schwankungen zur Ruhe gekommen ist, bemerkt man, dass unterhalb des Gipfels, da wo der Spross auch für eine gewöhnliche passiv erlittene Krümmung am biegsamsten ist, eine bleibende Krümmung sich eingestellt hat, der Gipfel nickt und zwar immer nach der Seite hin, von welcher aus der Schlag am unteren Theile erfolgt ist. In vielen Fällen genügt ein einziger Schlag mit einem Stock um diese Erscheinung hervorzurufen, so z. B. bei Fagopyrum, Lythrum, Senecioarten, Blüthenstengeln von Digitalis, Cimicifuga, Aconitum u. v. a., bei steiferen und an der betreffenden Stelle weniger biegsamen und elastischeren

---

1) Worüber ich im dritten Heft der Arbeiten des botan. Instituts in Würzburg Ausführlicheres mittheilen werde.

2) Die hier beschriebene Erscheinung wurde von Hofmeister entdeckt und studirt (Jahrb. f. wiss. Bot. II. 1860); einige wesentliche Berichtigungen seiner Darstellung lieferte Prillieux (Ann. des sc. nat. T. IX. 2me cahier). Das oben im Text Gesagte, in wesentlichen Punkten die Angabe meiner Vorgänger vervollständigend, z. Th. widerlegend, basirt ganz auf meinen neueren Beobachtungen.

Stengeln tritt das Nicken des Gipfels erst nach 3—4, oft erst nach 20—50 Schlägen ein, welche einen tieferen verholzten Theil treffen; auch der Grad der Krümmung ist nach den genannten Eigenschaften verschieden. — Schneidet man Sprosse tief unten so ab, dass man ein verholztes, nicht mehr wachsendes Basalstück in die Hand nehmen kann, und versetzt man durch eine geeignete Handbewegung den Spross in rasche hin- und hergehende Schwingungen, so behält er, zur Ruhe gekommen, auch in diesem Falle eine nickende Stellung, eine Krümmung unterhalb des Gipfels an der biegsamsten Stelle; die Krümmungsebene fällt mit der Ebene, in welcher die Schwingungen erfolgten, zusammen; in diesem Falle aber kann der Gipfel auf die eine oder andere Seite überneigen, es sei denn, dass man die Schwingungen willkürlich so einrichtet, dass sie nach der einen Seite hin stärkere Krümmungen der biegsamsten Stelle bewirken; nach dieser Seite hin liegt dann die Concavität der übrig bleibenden Krümmung. Wird endlich der angewurzelte oder unten festgehaltene Spross oben an seinem Gipfel, also oberhalb der biegsamsten Stelle durch Schläge oder Stösse wiederholt nach einer Seite hingebogen, so bleibt auch dann nach häufiger Wiederholung eine Krümmung der biegsamsten Stelle übrig, deren Convexität in diesem Falle auf der Seite liegt, von welcher die Stösse kommen.

In allen genannten Fällen ist die Lage der bleibenden Krümmung dieselbe wie die der stärksten Krümmung, welche der betreffende Sprosstheil während der beschriebenen Manipulation momentan einmal oder wiederholt einnahm. Die Erscheinung ist ganz dieselbe, als ob man den Spross mit den Händen gefasst und dann einmal stark zusammengekrümmt hätte, oder als ob man ihn auf diese Art wiederholt hin- und hergebogen hätte, aber so, dass die entgegengesetzten Krümmungen einander nicht ausgleichen (verschiedene Werthe haben). Blosse Erschütterungen, welche keine heftigen Krümmungen der Sprosstheile bewirken, verursachen auch keine bleibende Krümmung; werden derartige Sprosse in Glasröhren eingeschlossen und wiederholt heftig erschüttert, indem man die Röhre unten aufstösst oder von der Seite her in Vibrationen versetzt, so zeigt der herausgenommene Spross alsdann keine Veränderung.

Wird an dem graden Spross das voraussichtlich krümmungsfähige Stück durch feine Tuschestriche markirt, dann unterhalb dieser Stelle durch Schläge in Schwingungen versetzt, so zeigt sich, dass, ganz entsprechend den unter b) und c) genannten Vorgängen, die convexe Seite der bleibenden Krümmung länger geworden ist, während die concave sich verkürzt hat[1]). Zu den hier folgenden Messungen wurden möglichst dicke Sprosse benutzt, da diese bei einer auch schwachen Krümmung noch grosse Längendifferenzen der convexen und concaven Seite ergeben; gemessen wurde mit einer Millimetertheilung auf Cartonstreifen, den ich der concaven und convexen Seite dicht anlegte.

---

1) Nach Hofmeister sollen sich alle Seiten des Sprosses verlängern; er berechnete die Länge des Bogens, den er für einen Kreisbogen nahm, und Prillieux mass nur die concave Seite, die er immer verkürzt fand; aus der Verkürzung der concaven Seite durfte übrigens die Verkürzung des ganzen Sprosses, d. h. seiner neutralen Axe nicht gefolgert werden. Die Sicherstellung der von Hofmeister behaupteten Verdickung, die bei der nach ihm stattfindenden Verlängerung aller Seiten eintreten soll, halte ich für unmöglich wegen der äusserst geringen Dickenänderungen, um die es sich hier handeln müsste.

Name des Sprosses.	Ursprüngliche markirte Länge.	Krümmungsradius annähernd.	Verlängerung der convexen Seite.	Verkürzung der concaven Seite.
Sylphium perfoliat. . . .	152 Mm.	18 Cm.	3,4 Proc.	0,0 Proc.
do. do. . . .	120 -	— -	1,7 -	0,6 -
Macleya cordata	87,5 -	7 -	2,3 -	1,7 -
do. do.	104 -	24 -	0,5 -	1,5 -
Polygonum Fagopyrum . .	63 -	8 -	2,f -	1,6 -
Helianthus tuberosus . .	98 -	— -	2,0 -	1,4 -
Valeriana exaltata . . .	150 -	32 -	0,8 -	0,7 -
do. do.	110 -	— -	0,7 -	2,1 -
Vitis vinifera	149 -	6–10 -	1,3 -	2,0 -

Mit der Feststellung der Thatsache, dass die nach heftigen Schwingungen des Sprosses zurückbleibende Krümmung, die bisher sogenannte Erschütterungskrümmung, auf Verlängerung der convexen und gleichzeitigen Verkürzung der concaven Seite beruht, ist der Nachweis geliefert, dass die ganze Erscheinung von der sehr unvollkommenen Elasticität und grossen Biegsamkeit der krümmungsfähigen Stelle herrührt [1]). Ein auf diese Art gekrümmter Spross zeigt dieselben Veränderungen wie einer, den man einfach zwischen den Händen gekrümmt hat. An diesem Resultat würde übrigens auch nichts geändert, wenn man in Uebereinstimmung mit dem unter b) Mitgetheilten fände, dass auch die concave Seite zuweilen eine geringe Verlängerung erlitten hätte, da auch diese bei den Rückschlägen der Schwingungen Dehnungen erleidet, die sich ja nicht immer ganz auszugleichen brauchen. Schon Prillieux verglich übrigens die hier besprochene Krümmung mit der eines auf einem elastischen Ständer befestigten Bleidrathes, der durch Stösse oder Schläge auf ersterem sich ebenso krümmt; doch blieb ihm unklar, warum die älteren und jüngeren Theile des Sprosses die Erscheinung nicht zeigen. Es beruht dies bei jenen auf ihrer vollkommneren Elasticität, bei diesen auf ihrer geringeren Biegsamkeit und auf dem Umstand, dass sie bei der beschriebenen Manipulation überhaupt keine kräftigen Biegungen erfahren, sondern nur durch die Schwingungen der tiefer liegenden biegsameren Theile hin- und hergeschleudert werden.

Dass die Krümmung später durch Wachsthum wieder ausgeglichen wird, dürfte zunächst darauf beruhen, dass auf der concaven Seite der Turgor erhöht, auf der convexen vermindert ist, dass demzufolge auf jener Seite das Wachsthum mehr beschleunigt wird als auf der convexen; unterstützt mag diess noch werden durch die elastische Nachwirkung, in Folge deren sich die gedehnte Epidermis der convexen Seite contrahirt, die zusammengedrückten Gewebe der concaven sich wieder auszudehnen suchen.

§ 14. Ursachen der Spannungszustände in Pflanzen. Vorwiegend durch drei Ursachen wird innerhalb der Pflanzen die Elasticität der organisirten Theile in Spannung oder Action versetzt; nämlich 1) durch den Turgor d. h. den hydrostatischen Druck des Zelleninhaltes auf die Zellhaut, 2) durch die

---

1) Vergl. die davon verschiedene Darstellung Hofmeisters »über die Beugung saftreicher Pflanzentheile«. Ber. der K. Sächs. Ges. der Wiss. 1859.

Quellung und Zusammenziehung der Zellhäute, wenn sie Flüssigkeit imbibiren oder abgeben, 3) durch die Volumen- und Gestaltveränderungen, welche durch das Wachsthum der Zellen bewirkt werden.

1) Der Turgor. Die Kraft, mit welcher das Wasser aus der Umgebung in die Zelle durch endosmotische Anziehung eingezogen wird, genügt nicht nur, den von der Zellhaut umschlossenen Raum einfach auszufüllen, sondern auch, ihn zu erweitern, indem das sich steigernde Saftvolumen die Haut ausdehnt, bis die Elasticität derselben der endosmotischen Saugung das Gleichgewicht hält. In diesem Zustand ist die Haut straff gespannt, die Zelle turgescent. Verliert die Letztere einen Theil ihres Wassers durch Verdunstung oder dadurch, dass benachbarte Zellen es ihr entziehen, so wird die Spannung der Haut geringer, der Umfang (das Volumen) der ganzen Zelle kleiner. Der hydrostatische Druck, den die endosmotische Einsaugung auf die Haut von innen her übt, hat an allen Punkten innerhalb des kleinen Zellraumes dieselbe Grösse; das schliesst jedoch nicht aus, dass verschiedene Stellen der Haut bei wachsendem Turgor sich verschieden stark dehnen und zusammenziehen, wenn sie nämlich verschiedene Dehnbarkeit besitzen. Demnach kann durch den Turgor nicht bloss das Volumen, sondern auch die Form der Zelle verändert werden. — Je grösser die Spannung zwischen Haut und Inhalt einer Zelle, d. h. je grösser ihr Turgor ist, desto grösseren Widerstand setzt die Zelle äusseren Kräften entgegen, die ihre Form durch Druck und Zug zu verändern streben, desto leichter aber kann sie dabei zerplatzen. Verliert die Zelle so viel Wasser, dass dieses den Raum, den die nicht gespannte Haut umschliesst, nicht mehr ausfüllt, so kann diese, wenn sie hinreichend dünn und biegsam ist, durch den äusseren Druck der Luft oder des umgebenden Wassers nach innen gestülpt werden, und Falten werfen, in diesem Falle heisst die Zelle collabescent; ist sie dick und fest (nicht biegsam), so wird, eine dem Turgor entgegengesetzte Spannung in der Zelle entstehen. — Da der Turgor nichts Anderes ist, als die gegenseitige Spannung von Zellhaut und Zellinhalt, oder das Gleichgewicht zwischen endosmotischer Saugung und Elasticität der Haut, so leuchtet ohne Weiteres ein, dass nur geschlossene Zellen, d. h. solche, welche keine Löcher haben, turgesciren können. Die Molecularporen, durch welche das von der Endosmose bewegte Wasser durch die Haut eindringt, sind von Löchern wesentlich verschieden, jene sind so eng, dass ihr Durchmesser ganz unter der Herrschaft der Molecularkräfte steht, während der verhältnissmässig grosse Raum auch des kleinsten Loches wenigstens in seinem mittleren Theil sich den Molecularwirkungen der das Loch begränzenden Substanz entzieht. Oeffnungen von mikroskopisch sichtbarer Grösse, wie die Poren gehöfter Tüpfel, sind derartige Löcher, die im Verhältniss zu den Molecularporen, welche die Diosmose vermitteln, als überaus gross zu betrachten sind. Zellen mit durchlöcherten Tüpfeln können daher nicht turgesciren, weil jede noch so kleine Spannung zwischen Inhalt und Haut dadurch sofort ausgeglichen wird, dass der überschüssige Saft durch die Löcher hinausgedrückt wird. Ein solches Hinausdrücken von Wasser ist zwar auch durch geschlossene Zellhäute möglich, aber nur bei sehr hohem Turgor, wo der hydrostatische Druck des Zellsaftes auf die stark gespannte Haut hinreicht, dass Wasser durch die Molecularporen derselben hinauszupressen [1]. Der Widerstand, den die Haut dieser Filtration entgegenstellt, mag

1) Dass das unter solchen Verhältnissen durchfiltrirende Wasser wirklich durch Mole-

Filtrationswiderstand heissen; er ist jedenfalls bei verschiedenartigen Zellen sehr verschieden gross, und von ihm hängt die Grösse des Turgors ab, wenn die Grösse der endosmotischen Kraft des Saftes und der Elasticität der Haut gegeben ist.

Was hier von der Turgescenz der einzelnen Zelle gesagt wurde, gilt nun auch im Allgemeinen von der vielzelliger Gewebemassen; nur kann hier, je nach Umständen, eine grössere Mannigfaltigkeit der Erscheinungen auftreten. Sind z. B. gleichartige Gewebeschichten mit einander verbunden, so kann eine Krümmung des Systems eintreten, wenn die eine Schicht durch Verdunstung Wasser verliert, und sich dabei verkürzt, oder wenn sie mehr als die andere an Wasser aufnimmt und sich dabei verlängert; leicht zu beobachten ist, dass z. B. bei Hauptwurzeln von Keimpflanzen, die durch Transpiration theilweise erschlafft und dabei merklich verkürzt sind, sich rasch aufwärts concav krümmen, wenn man sie horizontal mit der Unterseite auf Wasser legt; ganz in Wasser gelegt werden sie gerade und länger. Ebenso treten Krümmungen ein, wenn Gewebestreifen verschiedener Natur mit einander verbunden und schwankender Turgescenz unterworfen sind; längsgespaltene Stengel z. B. von Taraxacum officinale, in Wasser gelegt, rollen sich spiralig ein, die Aussenseite concav, weil das Markparenchym viel mehr Wasser aufnimmt und sich dem entsprechend, vermöge der Dehnbarkeit seiner Zellwände, stärker ausdehnt als die Epidermis und Rinde, die nur langsam Wasser aufsaugen und ausserdem nicht so dehnbare Zellhäute besitzen, um ebenso beträchtlich wie das Mark sich zu verlängern. Wie die einzelne Zelle mit steigendem Turgor an Resistenz gegen formändernde Einwirkungen gewinnt, so wird auch eine Gewebemasse steifer, wenn sämmtliche Zellen stärker turgesciren, und umgekehrt; schneidet man z. B. einen Markcylinder aus einem wachsenden Internodium heraus, so ist er schlaff, biegsam; legt man ihn aber nur $1/4$—$1/2$ Stunde in Wasser, so verlängert er sich nicht nur beträchtlich, sondern er wird dabei auch sehr steif, selbst brüchig, in Folge der starken Anfüllung sämmtlicher Zellen mit Wasser. Noch stärker macht sich der Effect derselben dann geltend, wenn das Mark von anderen weniger erectilen Geweben umgeben ist, wie in einem unverletzten Internodium; ist dieses durch Transpirationen welk, d. h. schlaff geworden, und legt man es in Wasser, so beginnt das Mark sehr bald stark zu turgesciren und sich auszudehnen; da es aber von anderen Geweben umgeben ist, die sich anders verhalten, so muss es, um sich verlängern zu können, diese dehnen; was aber nur so lange möglich ist, bis die Elasticität dieser Schichten seinem Dehnungsstreben das Gleichgewicht hält. In diesem Falle ist die durch die Turgescenz des Markes bewirkte Ausdehnung des Ganzen viel geringer, als die Ausdehnung des Markes allein sein würde; dafür aber ist jetzt eine starke Spannung zwischen Mark und peripherischen Geweben vorhanden, durch welche das ganze Internodium nun sehr steif, wenig biegsam erscheint. Das ganze Internodium lässt sich mit einer Zelle vergleichen, deren saftiger Inhalt durch das Mark, deren Haut durch die peripherischen Gewebe repräsentirt ist; verliert das Mark Wasser, so wird das Ganze kleiner, indem sich die passiv gedehnten Gewebe elastisch zusammenziehen; da hierbei die Spannung sinkt, so wird das Ganze auch schlaffer und umgekehrt bei der entgegengesetzten Veränderung.

cularporen geht, folgt aus dem Umstand, dass sein Gehalt an löslichen Stoffen bei der Filtration geändert wird.

2) Imbibition nennen wir, wie schon gesagt wurde, die Fähigkeit[1]) organisirter Gebilde, Wasser zwischen ihre kleinen Theile (Moleküle) mit solcher Gewalt aufzunehmen, dass diese dadurch auseinander gedrängt werden, wobei die Adhäsion der Moleküle ganz oder theilweise zu überwinden ist, und das Ganze an Volumen zunimmt; während Wasserverlust (z. B. durch Verdunstung) ein Zusammenrücken der Moleküle und entsprechende Volumenabnahme des Ganzen bedingt. Sowohl die Ausdehnung wie die Zusammenziehung geschieht mit solcher Kraft, dass äussere Widerstände von beträchtlicher Grösse dadurch überwunden werden. Während nun bei geschlossenen und dünnwandigen Zellen die Formen und Volumenveränderungen vorwiegend durch Turgor verursacht werden, ist es dagegen bei sehr dickwandigen Zellen mit kleinem Lumen (vielen Bastfasern und Collenchymzellen) vorwiegend die Imbibition und Austrocknung der Haut, welche dies bewirkt, zumal dann, wenn die Haut in hohem Grade quellungsfähig d. h. im Stande ist, grosse Quantitäten von Wasser einzusaugen oder abzugeben. Bei Zellen mit offenen Tüpfeln, wo hydrostatischer Druck und Turgor überhaupt nicht möglich ist, sind Imbibition und Austrocknung der durchlöcherten Haut sogar das einzige Mittel, um den Umfang und die Form der Zelle zu verändern, so bei den gehöft getüpfelten Holzzellen und den Holzgefässen.

Sind, wie es gewöhnlich bei dickeren Häuten der Fall ist, die verschiedenen concentrischen Schichten in verschiedenem Grade imbibitions- und quellungsfähig (vergl. I. Buch § 4) so werden bei Wasseraufnahme und Wasserverlust Spannungen zwischen diesen Schichten entstehen, die selbst damit enden können, dass sich die letzteren von einander losreissen, um ihren verschiedenen Dehnungsstreben folgen zu können, wie es z. B. bei Querscheiben von dickwandigen Bastzellen und Stärkekörnern geschieht. Aber nicht bloss die Quantität des aufgenommenen und abgegebenen Wassers in verschiedenen Schichten einer Zellhaut ist verschieden, sondern auch die Richtung, in der das Wasser zwischen die Moleküle vorwiegend eingelagert oder vorwiegend entlassen wird; dadurch entstehen Spannungen, welche dahin führen können, Torsionen und schiefe Spalten zu erzeugen, schraubig gespaltene Streifen der Zellhaut auf- oder einzurollen, die Steilheit der Schraubenlinien zu verändern[2]). Alle diese Veränderungen, welche nothwendig mit Spannungen der convex und concav werdenden Schichten verbunden sind, machen sich nun in ähnlicher Weise auch an ganzen Gewebemassen und Organen geltend, deren Zellen ihre Inhalte, folglich den Turgor verloren haben, deren Zellwände aber imbibitionsfähig, oder wie es gewöhnlich genannt wird, hygroskopisch sind. Die im saftigen, lebenden Zustand vorwiegend wasserreichen Zellwandschichten und dünnwandigen Gewebemassen, ziehen sich nach dem Ableben und bei der Austrocknung am stärksten zusammen, sie werden bei der Formänderung concav oder bei der Zusammenziehung zwischenliegender, verholzter Gewebe zerrissen. Ohne hier auf eine ausführliche Betrachtung dieser ungemein mannigfaltigen Erscheinungen einzugehen, die zwar für die Biologie der Pflanzen oft von ausserordentlicher Wichtigkeit sind, bei dem Wachsthum aber meist nicht in Betracht kommen, sei nur erwähnt, dass darauf das

---

1) Nägeli und Schwendener: Das Mikroskop Leipzig 1867. p. 424 ff.

2) Vergl. Cramer in Nägeli's und Cramer's pflanzenphys. Unters. Heft III. 1855. p. 28 ff. und Sachs, Exp.-Physiol. 1865. p. 429.

Aufspringen der meisten Sporangien, Antheren und Kapselfrüchte, die merkwürdigen Bewegungen der Grannen an verschiedenen Avena- und Erodiumarten, sowie der sogenannten Asthygrometer [1]) und der sogenannten Rose von Jericho (Anastatica hierochuntica) heruhen. — Für die Mechanik des Wachsens unmittelbar wichtig ist dagegen die Volumenänderung des Holzes und der Rinde der Bäume bei wechselndem Wassergehalt und die dadurch hervorgerufene sehr kräftige Spannung zwischen beiden bei Holzpflanzen, worauf ich unten noch ausführlich zurückkomme. Hier mag für den Anfänger nur noch einmal betont werden, dass, wenn Holz durch Imbibition sich ausdehnt, durch Austrocknung zusammenzieht, dies lediglich durch Volumen- und Formänderung der Zellhäute hervorgebracht wird, da Turgor, wie in einem Gewebe von geschlossenen Zellen, im Holz nicht möglich ist. Die Ausdehnung und Zusammenziehung des Holzes ist in verschiedenen Richtungen bei der Wasseraufnahme und Austrocknung sehr verschieden, am stärksten in peripherischer Richtung, schwächer in der des Radius, am schwächsten in longitudinaler Richtung [2]). Daher kommt es z. B. dass austrocknende Stämme radiale Längsspalten bekommen, die sich bei Wasseraufnahme wieder schliessen; die dabei stattfindenden Dimensionsänderungen erfolgen mit ausserordentlich grosser Gewalt.

3) Das Wachsthum selber muss Spannungen in den Schichten einer Zellhaut und den verschiedenen Gewebeschichten eines Organs veranlassen, wenn diese, obgleich unter einander fest verbunden, doch so wachsen, dass ihre bleibenden Volum- und Formänderungen verschieden ausfallen. Die Beurtheilung der Wachsthumsvorgänge ist jedoch viel schwieriger als die durch Turgor und

---

1) Vergl. Cramer's Angaben in Wolff's Abhandlung »die sogenannten Asthygrometer«. Zürich 1867.

2) So verhalten sich z. B. die Dimensionsänderungen nach Laves (vergl. Sachs, Exp.-Physiol. p. 431):

bei	in Richtung der Axe.	des Radius.	der Peripherie.
Ahorn	0,072	3,35	6,59
Birke	0,222	3,86	6,59
Eiche	0,400	3,90	7,55
Fichte	0,076	2,41	6,18

Die Volumenänderug des Holzes wurde von Weisbach untersucht (vergl. l. c. p. 432):

bei z. B.	100 Gewichtstheile trockenen Holzes nahmen auf Wasser	100 Raumtheile trockenen Holzes dehnten sich aus um
Ahorn	87	9,4
do.	87	7,1
Birke	97	7,0
do.	91	8,8
Eiche	60	7,2
do.	91	7,8
Fichte	94	5,7
do.	130	5,1

Bei Beziehung der Volumenänderung zum aufgenommenen Wasser ist nicht zu vergessen, dass die das letztere ausdrückenden Zahlen, nicht bloss das imbibirte Wasser der Zellhäute, welches allein die Ausdehnung bewirkt, sondern auch das in den Hohlräumen capillar festgehaltene mit angeben; daher kommt es auch, dass bei grösserem Wassergehalt selbst kleinere Volumenzunahme beobachtet wird.

Imbibition hervorgerufenen Veränderungen, da sie nicht willkürlich verändert werden können, ohne dass zugleich Turgor und Imbibition sich ebenfalls wesentlich ändern. Da das Wachsthum jedes organischen Gebildes (z. B. der Zellhaut) nur so lange stattfindet, als es mit Wasser durchtränkt (imbibirt) ist, da ferner das Wachsthum einer ganzen Zelle noch ausserdem verlangt, dass sich dieselbe im Turgor befindet, und dieser selbst das Wachsthum ändert, so ist ungemein schwierig, zu entscheiden, in wie weit dieses durch jene, und umgekehrt bedingt wird. Verstehen wir, wie es oben festgesetzt wurde, unter Wachsthum nur bleibende, nicht rückgängig zu machende Veränderungen der Organisation, Veränderungen, die sich zunächst auf die Molecularstructur der organisirten Gebilde beziehen, so lässt sich bei dem jetzigen Stand unserer Kenntnisse annehmen, dass das Wachsthum überall erst durch die Imbibition und den Turgor vorbereitet wird, dass die dadurch hervorgerufenen Spannungen der Molecularkräfte es sind, welche die Einschiebung neuer fester Partikel ermöglichen. Wird z. B. eine Zellhaut durch den Turgor gedehnt, werden ihre Moleküle also von einander entfernt und vielleicht anders geordnet, so kann dieser Zustand durch Aufheben des Turgors ebenfalls aufgehoben, rückgängig gemacht werden, insofern die Haut elastisch ist. Wenn aber während des gedehnten Zustandes Wachsthum durch Einlagerung stattfindet, wenn die Moleküle vergrössert, zwischen ihnen neue feste Moleküle erzeugt werden, so wird sich die Spannung der Haut ändern, im Allgemeinen vermindern; wird jetzt der Turgor wie vorhin aufgehoben, so findet man einen neuen Gleichgewichtszustand der Haut; es ist durch Wachsthum eine bleibende Aenderung eingetreten, die aber durch den hydrostatischen Druck und durch Imbibition ermöglicht wurde. Es lässt sich also der Antheil des Wachsthums an der Gewebespannung zunächst darauf zurückführen, dass durch Einlagerung fester Substanz in bestimmter Form die durch Imbibition und Turgor hervorgerufenen Spannungen theilweise ausgeglichen werden; allein zu einer wirklichen Ausgleichung kommt es nicht, da nach der Einschiebung neuer Partikel der Turgor wieder wächst und die Imbibition sich ändert, wodurch abermals neue Spannungen hervorgerufen werden, welche abermals durch Einlagerung fester Partikel theilweise auszugleichen sind. Man kommt dem wahren Sachverhalt vielleicht ziemlich nahe, wenn man annimmt, dass durch den Turgor und die Imbibition, sowie durch die damit verbundenen secundären Gewebespannungen die Elasticitätsgränze der wachsenden Zellhäute beständig beinahe erreicht wird, und dass durch die Einlagerung fester Partikeln die im gegebenen Moment herrschende Spannung zum Theil ausgeglichen wird, worauf sich der Vorgang wiederholt, so dass das Wachsthum eine durch Einlagerung fester Substanz unterstützte beständige Ueberschreitung der Elasticitätsgrenze eines wachsenden Zellhautstückes genannt werden dürfte.

Es versteht sich wohl von selbst, dass diese knapp gefassten Ausdrücke nicht eine Theorie des Wachsthums hinstellen, sondern nur im Grossen und Ganzen den mechanischen Effect andeuten sollen, den das Wachsthum auf die Gewebespannung und umgekehrt diese auf jenes übt. Es wäre dabei leicht noch eine Anzahl von Fällen auf deductivem Wege zu construiren; denkt man sich z. B. eine Zellhaut durch den Turgor oder durch den Zug, den umliegende Gewebe geltend machen, gedehnt, so kann die Einlagerung fester Partikeln zwischen die vorhandenen verschiedenen Schichten der Haut grösser oder kleiner sein und

somit ihre Dehnbarkeit, Elasticität und Imbibitionsfähigkeit sich differenziren, was zu gegenseitigen Schichtenspannungen der Haut führt, wie wir sie fast überall in dünnen Querschnitten von Pflanzenzellen, besonders stark an den Aussenwänden der Epidermis wahrnehmen. Diese Verschiedenheit der Einlagerung selbst in verschiedenen Schichten derselben passiv gedehnten Haut aber kann von verschiedenen Umständen abhängen, z. B. davon, wie nahe die Schichten dem Protoplasmakörper liegen, ob sie äusserlich mit Luft in Berührung sind u. s. w. Ebenso kann jedoch auch das Wachsthum durch Einlagernng in die Zellhaut verschieden sein, je nach dem Gewebe, welchem sie angehört, je nach der chemischen Beschaffenheit der Zellinhalte der Gewebeschichten, und je nach dem die Zellen passiv gedehnt oder durch andere zusammengedrückt werden. Dies Alles sind indessen bloss wahrscheinliche Vermuthungen, die ungefähr die Beziehungen von Wachsthum durch Einlagerung organisirter Theile zu den durch Imbibition und Turgor unmittelbar bewirkten Spannungen andeuten sollen. — Als gewiss ist jedenfalls das festzuhalten, dass die Einlagerung durch Imbibition und Turgor erst möglich wird, dass diese selbst aber, sowie auch Dehnbarkeit und Elasticität durch Einlagerung verändert werden müssen oder können, indem zugleich das Volumen des wachsenden Theils zunimmt, und, indem diess in verschiedenen Schichten einer Zellhaut, in verschiedenen Gewebeschichten eines Organs in verschiedenem Grade stattfindet, werden Schichtenspannungen entstehen müssen.

Es wird nicht überflüssig sein, noch einige erklärende Bemerkungen, die den Begriff der Spannung betreffen, hier beizufügen.

Jeder Spannung entspricht eine Gegenspannung; wird ein Gewebe, dass sich stärker auszudehnen strebt, durch die damit verbundenen gehindert, so sind beide gespannt, das eine negativ, das andere positiv; negativ gespannt mag das passiv gedehnte, positiv gespannt das an seiner Ausdehnung gehinderte oder das comprimirte genannt werden. Dem entsprechend ist in einer turgescirenden Zelle die Haut negativ, der Inhalt positiv gespannt.

Spannung und Gegenspannung müssen, so lange nicht noch Formänderung oder Bewegung stattfindet, einander gleich sein; d. h. die Arbeit, welche der positiv gespannte Theil leistet, ist gleich der Arbeit, welche der negativ gespannte durch seine Elasticität leistet, oder die in Action gesetzten Elasticitätskräfte müssen denselben Arbeitswerth haben in zwei Schichten, die gegenseitig gespannt und im Gleichgewicht sind. Denkt man sich z. B. einen Stahlcylinder von 1000 mm. Länge in einen unten geschlossenen Kautschukschlauch von 500 mm. Länge, den er ausfüllt, hineingesteckt, und nun den Schlauch so gedehnt, dass er über das obere Ende des Stahlcylinders hinausragt, und dort zugebunden, so hat man ein gespanntes System; der Kautschuk ist negativ, der Stahl positiv gespannt; da das System in Ruhe ist, muss Spannung und Gegenspannung einander gleich sein: d. h. die Theilchen des Kautschuks suchen sich mit derselben Kraft zusammenzuziehen, mit welcher die des Stahls (welche jetzt zusammengedrückt sind) sich von einander zu entfernen suchen.

Zugleich zeigt dieses Beispiel, dass die Grösse der Spannung oder die sogenannte Spannungsintensität an den Dimensionsänderungen, welche die gespannten Schichten im Augenblicke der Befreiung erleiden, durchaus nicht gemessen werden darf. Nehmen wir z. B. an, bei unserem Stahlkautschuksystem habe der Stahlcylinder von 1000 mm. Länge durch den Kautschuk eine Verkürzung von

0,1 mm. erfahren, während der Kautschukschlauch von 500 auf 1000 mm. gedehnt werden musste, um das System zu Stande zu bringen. Oeffnet man nun den Schlauch oben wieder, so zieht er sich (vollkommen elastisch gedacht) sofort um 500 mm. zusammen, der Stahlcylinder aber dehnt sich nur um 0,1 mm. aus. Die Dimensionsänderung ist also bei dem Kautschuk 5000 mal grösser als bei dem Stahl, obgleich die Spannung beider gleich gross war. Die Dimensionsänderung aber bezeichnet nur den Grad der erlittenen Dehnung bei dem Kautschuk und der erlittenen Compression bei den Stahl. Trennt man nun also die Gewebeschichten eines Internodiums von einander, so bezeichnen die dabei auftretenden Dimensionsänderungen den Grad der Dehnbarkeit und Compressibilität der Schichten sammt der Grösse der Spannung. Nur in einem Fall kann aus den Dimensionsänderungen befreiter, vorher gespannter Schichten auf die Grösse der Spannung geschlossen werden, wenn man es nämlich mit Schichten von gleicher Dehnbarkeit und Compressibilität zu thun hat, und wenn dabei vollkommene Elasticität beider obwaltet; unter dieser Bedingung z. B. würde bei unserem Stahl-Kautschuksystem die Spannung nur halb so gross gewesen sein, wenn der Schlauch anfangs um $^{500}/_{2}$ = 250 mm. länger gewesen wäre; dann hätte es zur Herstellung des Systems nur eine Dehnung von 250 mm. statt 500 mm. bedurft, die Dimensionsänderungen würden uns anzeigen, dass die Spannung diesmal nur halb so gross (halb so »intensiv«) war als das erste Mal. Ganz anders ist es aber bei wachsenden Internodien; hier ändert sich eben immerfort in Folge des Wachsthums die Dehnbarkeit der gespannten Schichten; in einem jungen Internodium ist Epidermis und Holz sehr dehnbar, trennt man sie von dem Mark, so wird dieses sich nur wenig verlängern, weil es nur schwach zusammengedrückt war; die Epidermis und das Holz jedoch werden sich stark verkürzen, weil sie sehr dehnsam sind und dem Mark nachgaben. Die Dimensionsänderungen der Schichten an einem älteren noch nicht ausgewachsenen Internodium dagegen, werden umgekehrt ausfallen; das befreite Mark verlängert sich stark, das befreite Holz aber zieht sich nur unmerklich zusammen, weil es jetzt sehr wenig dehnbar ist und dem Ausdehnungsstreben des Markes nicht folgte; dieses dagegen ist sehr compressibel geblieben und wurde von dem resistenten Holz an seiner Verlängerung gehindert. Wie gross in beiden Fällen die Spannungsintensität war, lässt sich aus den Dimensionsänderungen durchaus nicht bestimmen, diese zeigen uns nur, dass Spannungen bestehen, welche Theile dehnbar und compressibel und welche positiv und negativ gespannt sind [1]. Als Regel hat man festzuhalten, dass, wenn bei der Trennung von Gewebeschichten die eine sich zusammenzieht oder ausdehnt, während die andere scheinbar ihre Länge unverändert beibehält, doch beide Schichten gespannt waren; nur ist die, welche ihre Länge nicht ändert, wenig dehnbar oder wenig compressibel, während die andere diese Eigen-

---

1) Kraus hat in seiner Abhandlung »die Gewebespannung des Stammes und ihre Folgen« (Bot. Zeitg. 1867. No. 109) die Längendifferenzen zwischen dem ganzen Internodium und seinen isolirten Gewebsschichten allgemein als Maass der »Spannungsintensität« benutzt, was nach Obigem unrichtig ist. Isolirt man z. B. an einem älteren Internodium Holz und Mark, so zieht sich jenes kaum merklich zusammen, dieses aber dehnt sich stark aus; demnach wäre das Mark im Internodium sehr gespannt, das Holz nicht, während doch die Spannung beider gleich stark und nur im Vorzeichen verschieden ist; auf p. 112 giebt Kraus übrigens das wahre Verhalten der Gewebeschichten wachsender Internodien richtig an.

schaft in höherem Grade besitzt. Besteht dagegen ein Internodium aus sehr dehnbarer Rinde und sehr compressibelem Mark, so wird man bei der Trennung an beiden sehr starke Längenänderungen wahrnehmen, obgleich die Spannung in unverletzten Internodien nicht gerade so gross gewesen zu sein braucht wie bei einem anderen Internodium, wo die Rinde weniger dehnbar und das Mark weniger compressibel ist, die daher bei der Trennung nur geringe Längenänderungen erkennen lassen. Denkt man sich z. B. in unserem Stahl-Kautschuksystem den Stahl durch einen Kautschukcylinder ersetzt, so würde dieser durch den ihn spannenden Kautschukschlauch sehr stark zusammengedrückt werden, und bei der Lösung des Systems würde man an dem Schlauch eine geringere Verkürzung, an dem Cylinder aber eine viel grössere Verlängerung im Augenblick der Befreiung wahrnehmen, obgleich die in Action gesetzten Spannkräfte die gleichen sind wie bei dem Stahlkautschuksystem.

§ 15. **Erscheinungen der Gewebespannung in wachsenden Pflanzentheilen**[1]. A) Die Schichtenspannung in einzelnen Zellhäuten kann dadurch nachgewiesen werden, dass man aus Häuten lebender Zellen möglichst umfangreiche Stücke herausschneidet und in Wasser legt; sind an der Zellhaut äussere weniger quellbare und innere stärker quellbare oder imbibitionsfähige Schichten vorhanden, so erfolgt eine Krümmung des Hautstückes der Art, dass die Aussenseite concav, die Innenseite convex wird. Entzieht man dem Hautstück einen grossen Theil seines Imbibitionswassers dadurch, dass man es in eine Zuckerlösung, in dickes Glycerin oder Alkohol legt, so wird die Krümmung schwächer oder sie geht selbst in die entgegengesetzte Lage über, indem die Innenseite des Hautstückes concav wird, eine Lage oder Krümmung, die durch abermaliges Einlegen des Objects in Wasser wieder in die erste übergeht. Geeignet für diesen Versuch sind schmale Riemen, die man senkrecht zur Oberfläche aus Pollenkörnern von Cucurbita, Althaea, aus Internodienzellen von Nitella herausschneidet.

Offenbar beruht die Krümmung concav auswärts darauf, dass die inneren Hautschichten mehr Wasser in den Flächenrichtungen einlagern als die äusseren.

---

1) Die hier zu besprechenden Erscheinungen wurden zuerst von Dutrochet (mémoires pour servir à l'hist. des végét. et des anim. 1837. Bd. II), wenn auch ziemlich oberflächlich, beobachtet; wesentliche Berichtigungen erfuhr die Theorie derselben durch Hofmeister in den Abhandlungen »über die Beugung saftreicher Pflanzentheile« in den Berichten der Königl. Sächs. Ges. der Wiss. 1859; über die durch Schwerkraft bewirkten Richtungen von Pflanzentheil. ibidem 1860; über die Mechanik der Reizbewegungen von Pflanzentheilen. Flora 1862. No. 32 f. — Eine zusammenhängende Darstellung gab ich in meiner Experm.-Physiol. 1865. p. 465 ff. — und sehr ausführliche Untersuchungen lieferte Kraus, bot. Zeitg. 1867, No. 14 ff., wo auch zuerst die durch das Dickenwachsthum des Holzes verursachte Querspannung beschrieben wurde. — Zur Ausbildung der Theorie trugen besonders bei Nägeli und Schwendener im »Mikroskop«, Leipzig 1867, p. 406 ff. — Uebrigens bedürfen die betreffenden Erscheinungen einer viel eingehenderen Untersuchung als bisher, das im Text Gesagte soll dem Anfänger nur die Thatsachen, wie sie sich leicht beobachten lassen, vorführen. Was aber die Auffassung der inneren Vorgänge betrifft, so weiche ich darin weit ab von den Ansichten Hofmeisters (dessen Lehre von der Pflanzenzelle p. 272 ff.); die Verschiedenheit unserer Ansichten ist eine so vollständige, dass es nutzlos wäre, hier einzelne Differenzpunkte hervorzuheben. Auf einem so schwierigen und noch so wenig bearbeiteten Gebiete kann es nicht überraschen, wenn verschiedene Forscher ganz verschiedene Wege zur Aufsuchung des-s[illegible] [illegible]ieles einschlagen.

sich also stärker ausdehnen und so die convexe Seite des Systems bilden. Bei Wasserentziehung muss das Entgegengesetzte eintreten. Denkt man sich nun die betreffende Zelle unverletzt, geschlossen, sehr wenig oder gar nicht turgescirend, d. h. ohne Druck zwischen Haut und Inhalt, so wird doch die Innenseite der Haut mit dem Zellsaft in Berührung sein und mehr Wasser einlagern als die dazu minder geeignete Aussenseite; es wird also auch in der unverletzten Zelle eine Spannung der Art obwalten, dass die inneren Hautschichten sich auszudehnen suchen und daran von den äusseren z. Th. gehindert werden. Diese Schichtenspannung, wird der Haut an sich eine gewisse Prallheit und Steifigkeit verleihen, die von dem Turgor ganz unabhängig ist. Da aber im normalen Zustand und jederzeit bei wachsenden Zellen auch Turgor vorhanden ist, so wird ausserdem das ganze Schichtensystem auch in toto gedehnt. Wenn man bei dem Herausschneiden schmaler Riemen aus grösseren saftigen Zellen, oder bei der Herstellung sehr dünner, keine ganze Zellen enthaltender Gewebeplatten schon im Augenblick der Herstellung selbst Krümmungen concav nach aussen erhält, so ist das leicht erklärlich, wenn man beachtet, dass die äussere Schicht, zumal wenn sie cuticularisirt ist, schon vor der Präparation passiv gedehnt war, während die innere imbibitionsfähige Schicht durch Wachsthum ohnehin umfangreicher und durch Berührung mit dem Zellsaft aufgequollen ist; im Augenblick der Trennung behält die letztere ihr Imbibitionswasser, die äussere stärker gedehnte Schicht aber folgt jetzt ihrer Elasticität und, indem sie sich zusammenzieht, wird sie die concave, jene die convexe Seite des Präparats einnehmen. Es leuchtet aber auch ein, dass durch Wasserentziehung und Wasserzufuhr die oben geschilderten Erscheinungen nun eintreten müssen. Nur in diesem Sinne ist es mir möglich, den Zellhäuten eine Betheiligung an der Gewespannung zuzuerkennen; eine Betheiligung, die aber in der lebenden geschlossenen Zelle immer eine untergeordnete gegenüber dem Einfluss des Turgors bleiben muss, da durch diesen sowohl die äusseren wie inneren Schichten einer Haut gedehnt sind, jede Aenderung des Turgors also eine Zusammenziehung und Dehnung der ganzen Haut bewirken muss.

Mit Rücksicht auf die vorhandene Literatur ist die Frage nicht ganz ohne Bedeutung, in welcher Beziehung die Imbibition und Quellung der Haut zum Turgor der ganzen Zelle stehen. Denkt man sich eine einzelne turgescirende Zelle, und nimmt man an, es werde durch irgend eine Ursache die Zellhaut (gleichgiltig ob Schichtenspannung vorhanden oder nicht) befähigt, mehr Wasser a u s d e m I n h a l t in sich aufzunehmen als vorher, so entsteht die Frage, ob die Turgescenz dadurch vermehrt oder vermindert wird. Durch die gesteigerte Wasseraufnahme aus dem Inhalt in die Haut wird jedenfalls der Inhalt verkleinert; dem entsprechend würde der hydrostatische Druck auf die Haut kleiner werden, um so mehr, wenn diese durch die gesteigerte Imbibition an Umfang gewinnt. Da sie aber auch an Dicke dabei gewinnen kann, so könnte dabei der Druck auf den Inhalt steigen. Nehmen wir jedoch den einfachsten und ungünstigsten Fall, dass der Umfang der Haut unverändert bleibt, ihre Dicke aber zunimmt, dass sie also nach innen sich ausdehnt, so wird dies dennoch keine Steigerung des Druckes zwischen Haut und Inhalt bewirken können, da das Wasser, welches allein die Verdickung der Haut, also die Verengerung des Lumens bewirkt, aus dem Lumen aufgenommen wird; die Quellung der Haut kann das Lumen höchstens um das Volumen ver-

engern [1]), welches das aus dem Lumen entnommene Wasser einnahm. Eine Steigerung des Turgors ist also auch in diesem Falle nicht möglich, noch weniger wenn die Haut dabei an Umfang gewinnt. Dasselbe wird natürlich auch für einen vielzelligen Gewebecomplex gelten. Anders aber wird die Sache, wenn das dem Inhalt durch die Haut entzogene Wasser durch Endosmose ersetzt und so der Turgor wieder erhöht wird; in diesem Falle muss bei gesteigerter Wasseraufnahme der Zellhaut auch der Turgor und das Volumen des ganzen Systems wachsen.

B) Gegenseitige Spannung der Gewebeschichten eines Organs. 1) Spannung in der Längsrichtung, d. h. parallel der Wachsthumsaxe des Organs. Bei Internodien aufrecht wachsender Stengel gewinnt man eine Vorstellung, wenn auch nicht von der Spannungsintensität, so doch von der Art (ob — oder +) und Veränderlichkeit der Spannung der einzelnen Gewebeschichten gegen einander, wenn man die Länge der Internodien misst, sodann die Gewebeschichten ohne Zerrung derselben mit einem scharfen Messer trennt, ihre Länge misst und mit der des ganzen Internodiums vergleicht. Es leuchtet ein, dass die Länge des ganzen Internodiums aus der gegenseitigen Spannung seiner Schichten resultirt, von denen die einen bei dem genannten Verfahren kürzer, die andern länger sind als das Ganze, und es ist nach dem früher über die Gegenspannung Gesagten zu beachten, dass wenn einzelne Schichten nach der Trennung ihre Länge nicht geändert haben, dieses kein Beweis dafür ist, dass sie innerhalb des ganzen Systems nicht gedehnt oder comprimirt gewesen seien, sondern nur dafür, dass sie der bestandenen Spannung eine grosse Resistenz entgegensetzten, die ihre Dimensionsänderung unmerklich klein erscheinen lässt. Aber auch das Gegentheil ist möglich, dass nämlich eine befreite Gewebeschicht deshalb keine merkliche Verkürzung zeigt, weil sie in so hohem Grade dehnbar und unelastisch ist, dass sie dem Zug der positiv gespannten Schichten nur mit äusserst geringem Widerstand folgt, wobei ihre Elasticitätsgrenze beständig überschritten wird.

Wendet man nun das genannte Verfahren auf Internodien an, die in raschem Längenwachsthum (Streckung) begriffen sind, so findet man allgemein, dass isolirte Streifen der Epidermis, der ganzen Rinde, des Holzes kürzer sind als das ganze Internodium, dass dagegen das isolirte Mark beträchtlich länger ist, jene waren daher negativ, dieses positiv gespannt. Jede isolirte Schicht ist schlaff, während das Ganze durch die gegenseitige Spannung straff und steif war.

Denkt man sich aus einem wachsenden Internodium mit noch nicht verholztem Xylem eine mediane Längslamelle herausgeschnitten, die aussen von zwei Epidermisstreifen begrenzt ist, denkt man sich ferner die Gewebeschichten derselben durch Längsschnitte isolirt und neben einander liegend, und bezeichnen die Buchstaben E (Epidermis), R (Rindengewebe), H (Holz-Xylem), M (Mark) zugleich die nach der Isolirung bestehenden Längen, so ist im Allgemeinen:

---

1) Wenn ein Wasservolumen v in einen organisirten Körper eindringt und sein Volumen vergrössert, so kann die Volumenzunahme niemals grösser, sondern höchstens gleich v sein; die Wärmeentwickelung bei der Inbibition weist sogar darauf hin, dass eine Volumverminderung eintritt, also dass durch Aufnahme von v Wasser durch Inbibition nur eine Volumensteigerung von $v-d$ bewirkt wird.

$$E < R < H < M > H > R > E,$$

woraus man zugleich ersieht, dass jede Schicht vor der Trennung gegen die nächst innere negativ, gegen die nächst äussere positiv gespannt war. Die Epidermis ist allein passiv gedehnt, das Mark allein passiv zusammengedrückt, oder besser an seinem Dehnungsstreben gehindert.)

Die Dehnbarkeit und Elasticität der Gewebe verändert sich während des Längenwachsthums eines Internodiums, wie man aus der Vergleichung verschieden alter Internodien eines Stengels erkennt, und zwar nimmt die Dehnbarkeit des Holzes rasch, die der Epidermis und Rinde langsamer ab, was aus den abnehmenden Verkürzungen dieser Gewebe bei ihrer Isolirung und aus der Verdickung der Zellwände zu erschliessen ist[1]). Das Mark verschieden alter Internodien zeigt verschiedene erst steigende, dann abnehmende Verlängerungen bei der Isolirung; bleibt das Ausdehnungstreben (Erectilität) des Markes gleich, so muss es sich vermöge der zunehmenden Resistenz der passiv gedehnten Schichten, an älteren Internodien bei der Isolirung mehr verlängern, als an jüngeren; später aber bei oder nach dem Aufhören des Längenwachsthums verliert das Mark seine Erectilität, wie daraus zu schliessen ist, dass es bei der Isolirung aus solchen Internodien weniger, endlich nicht mehr sich verlängert[2]), obgleich die Resistenz des Holzes sehr zugenommen hat; denn wäre das Mark jetzt noch ebenso erectil wie vorhin, so müsste es sich, von dem sehr grossen Widerstand des Holzes befreit, jetzt stärker als vorher ausdehnen.)

Nach dem eben Gesagten wird man nun die folgenden Zahlen verstehen, wo die Länge des ganzen Internodiums jedesmal = 100 gesetzt, die Verkürzungen als negative, die Verlängerungen als positive procentische Zahlen verzeichnet sind:

Pflanze.	Nummer der Internodien vom jüngsten zum ältesten fortschreitend.	Längenänderung der isolirten Gewebe in $^0/_0$ des ganzen Internodiums. Rinde.	Holz.	Mark.
Nicotiana Tabacum . . .	I—IV	— 5,9	— 1,5	+ 2,9
	V—VII	— 3,1	— 1,1	+ 3,5
	VIII—IX	— 3,5	— 1,5	+ 0,9
	X—XI	— 0,5	— 0,5	+ 2,4
Nicotiana Tabacum . . .	I—II	— 2,2	. . .	+ 2,3
	III—IV	— 1,2	. . .	+ 4,2
	V—VII	— 1,0	. . .	+ 2,8
	VIII—IX	— 1,8	. . .	+ 2,7
Sambucus nigra.	I	— 2,6	— 2,6	+ 4,0
	II	— 2,0	— 2,8	+ 5,5
	III	— 1,5	— 0,0	+ 1,5

1) Die abnehmende Dehnbarkeit der Epidermis wurde von Kraus (l. c. Tabellen p. 9) durch Anhängung von Gewichten an Epidermisstreifen bestimmt.

2) Die Beziehung der Gewebespannung zum (Wachsthumszustand des Internodiums (d. h. zur Phase seiner grossen Wachsthumsperiode) bedarf neuer und ausführlicher Untersuchung. Die Tabelle III bei Kraus (Bot. Zeitg. 1867) zeigt, dass die grössten Längenunterschiede von Rinde und Mark nicht immer in die Zeit des grössten Längenwachsthums fallen, und dass auch nach dem Aufhören desselben noch Spannungen fortbestehen; es ist jedoch zu bemerken, dass die Methode, nach welcher diese Zahlen gewonnen sind, erheblichen Bedenken unterliegt.

Pflanze.	Nummer der Internodien vom jüngsten zum ältesten fortschreitend.	Längenänderung der isolirten Gewebe in $^0\!/_0$ des ganzen Internodiums. Rinde.	Holz.	Mark.
Sambucus nigra.	I	— 0,6	. . .	+ 3,7
	II	— 1,6	. . .	+ 5,1
	III	— 0,0	. . .	+ 0,9
Sambucus nigra.	I	— 1,3	. . .	+ 6,5
	II	— 1,5	. . .	+ 10,1
	III	— 0,6	. . .	+ 2,3

Diesen aus meinem Handbuch der Experimentalphysiologie (Leipzig 1865, p. 169) entlehnten Zahlen mögen noch einige andere folgen, die aus den Angaben von Kraus (l. c. Tabelle I.) berechnet sind [1]).

Pflanze.	Nummer des Internodiums. I das jüngste.	Längenänderung der isolirten Gewebe in % des ganzen Internodiums. Epid.	Rinde.	Holz.	Mark.
Nicotiana tabacum (No. 1)	III—IV . .	— 2,9	. . .	— 1,4	+ 3,5
	V—VI . .	— 2,9	— 1,3	— 0,8	+ 2,7
	VII—IX . .	— 2,7	— 2,1	— 0,0	+ 3,4
	X—XII . .	— 1,4	— 0,5	— 0,0	+ 3,4
	XIII—XV . .	— 1,05	— 0,0	— 0,8(?)	+ 4,0
Vitis vinifera	I		— 3,1	— 1,6	+ 6,0
	II		— 1,7	— 0,0	+ 8,7
	III		— 2,5(?)	— 1,0(?)	+ 7,1
	IV		— 0,0	— 0,0	+ 6,0
	V		— 0,0	— 0,0	+ 2,7
Sambucus nigra. . . .	I		— 3,1	— 0,0	+ 0,0
	II		— 1,5	— 1,0	+ 6,4
	III		— 1,6	. . .	+ 6,5
	IV		— 1,6	+ 0,3(?)	+ 6,1
	V		— 0,2	+ 0,2(?)	+ 0,7
	VI		— 0,5	— 0,5	+ 0,1
			Epid.	R. + H.	Mark.
Helianthus tuberosus . .	I—IV		— 4,3	— 1,7	+ 6,8
	V—VI		— 1,7	— 0,0	+ 6,6
	VI—VII		— 0,9	— 0,4	+ 4,4
	VIII		— 0,5	— 0,0	+ 3,2
	IX—XI		— 0,0	+ 0,9(?)	+ 2,0

Aehnliche Verkürzungen der äusseren Gewebe und Verlängerungen des Parenchyms lassen sich leicht bei wachsenden Blattstielen, z. B. denen von Beta, Rheum, Philodendron u. a. constatiren.

Spaltet man durch einen oder durch zwei kreuzweise geführte Längsschnitte ein wachsendes Internodium oder einen Blattstiel, so krümmen sich die Theile

1) Kraus hat hier nur die absoluten Zahlen angegeben; ein richtiges Urtheil aber gewinnt man nur aus den procentischen.

concav nach aussen, offenbar in Folge der Ausdehnung der Marktheile und der Zusammenziehung der äusseren Gewebe; am deutlichsten tritt die Erscheinung hervor, wenn man zuerst eine mittlere Lamelle aus dem Ganzen durch zwei parallele Längsschnitte darstellt, diese flach hinlegt und nun das Mark der Länge nach halbirt; sowie das Messer vorwärts schreitet, krümmen sich auch die beiden Hälften fortschreitend nach aussen concav. Trennt man, statt sie zu halbiren, von jener Mittellamelle von aussen nach innen fortschreitend, dünne Gewebestreifen ab, zunächst einen, der die Epidermis mit enthält, dann einen, der das Rindengewebe, einen der das Holz enthält, so krümmen sie sich sämmtlich concav nach aussen, weil die an einander grenzenden Schichten sämmtlich auf der Aussenseite negativ, auf der Innenseite positiv gespannt sind, und nun bei der Trennung jedesmal die Aussenseite sich verkürzt, die Innenseite sich verlängert.

Dass gleichzeitige Verkürzung der Aussen- und Verlängerung der Innenseite die Ursache dieser Krümmung ist, folgt ohne Weiteres aus den vorhin angeführten Messungen, kann aber auch direct beobachtet werden, wie folgende Tabelle zeigt; aus wachsenden Internodien von beträchtlicher Dicke wurden Mittellamellen herausgeschnitten, diese flach hingelegt und dann das Mark durch einen Längsschnitt halbirt; der Radius der Krümmung bestimmt, welche jede Hälfte sofort annahm und dann durch Anlegen einer auf Cartonstreifen gedruckten Millimetertheilung sowohl die Länge der convexen Mark- wie die der concaven Epidermisseite gemessen.

Name der Pflanze.	Länge des ganzen Internodiums.	Krümmungsradius des Sectors.	Verkürzung der concaven Epidermisseite.	Verlängerung der convexen Markseite.	Halbe Dicke des Internodiums.
Sylphium perfoliatum.					
Linke Hälfte . . .	69,5 Mm.	4 Cm.	2,8 Proc.	9,3 Proc.	3 Mm.
Rechte Hälfte . .	69,5 -	4 -	2,4 -	9,3 -	3 -
Sylphium perfoliatum, älteres Internodium.					
Linke Hälfte . . .	190 -	3—4 -	2,8 -	9,5 -	3,5 -
Rechte Hälfte . .	190 -	3—4 -	2,6 -	10,8 -	4,5 -
Macleya cordata.					
Hohl	134,5 -	5—6 -	0,74 -	7,1 -	3,3 -

Entsprechend den Längenmessungen ganz isolirter Schichten zeigte sich auch bei den Krümmungen halber Mittellamellen, dass die Zusammenziehung der Epidermis geringer ist als die Ausdehnung des convexen Markes. Da eine herausgeschnittene Mittellamelle etwas länger ist als das ganze Internodium, so würde, hätte man ihre Länge zu Grunde gelegt und = 100 gesetzt, die % Verkürzung der Aussenseite grösser, die Verlängerung der Markseite kleiner ausgefallen sein.

Eine beträchtliche Geschwindigkeit des Längenwachsthums, verbunden mit einer gewissen physikalischen Differenzirung der Gewebeschichten, wie wir sie bei den aufrechten Laubsprossen, starken Blattstielen und Ranken finden, scheint im Allgemeinen erforderlich, um die beschriebenen Gewebespannungen hervorzurufen, da man sie bei sehr langsam wachsenden Stammgebilden, wie den dicken Rhizomen, den abwärts wachsenden dicken Ausläufern der Yucca- und Dracaenaarten u. dgl. nicht findet; dass es sich bei dem Zustandekommen der Spannung mehr um eine physikalische, die Elasticität und Dehnbarkeit betreffende Verschie-

denheit der Schichten als um morphologische Differenzirung derselben handelt, zeigt die Thatsache, dass sehr kräftige Spannungen auch zwischen den äusseren und inneren Schichten des in sich morphologisch gleichartigen Hyphengewebes der Strünke grosser Hutpilze stattfinden. — Innerhalb der wachsenden Endregion der Wurzeln dagegen, wo zwei morphologisch scharf gesonderte Gewebemassen, ein axiler Fibrovasalstrang umgeben von einer parenchymatischen Rinde verbunden sind, findet man keine so merkliche Spannung, wenn man das Organ durch einen oder durch zwei gekreuzte Längsschnitte spaltet, oder wenn man die Schichten ganz von einander trennt. Da man jedoch leicht constatiren kann, dass die Rinde der Wurzel rascher und länger wächst als der axile Strang[1], so darf man annehmen, dass in der unverletzt wachsenden Wurzel dennoch eine geringe Schichtenspannung existirt, wobei die Rinde positiv, der axile Strang negativ gespannt ist, jedoch erreicht diese Spannung nur selten eine solche Grösse, dass sie bei der Längsspaltung durch Einwärtskrümmung der Theile sogleich sichtbar wird, wahrscheinlich deshalb, weil der axile, noch ganz cambiale Strang so dehnbar ist, dass er dem Zug der Rinde fast widerstandslos folgt. Anders wird es in den älteren, ganz ausgewachsenen Partien der Wurzel, hinter dem fortwachsenden Ende (welches nur einige bis 10 mm. lang ist); wird die Wurzel hier gespalten, so klaffen die Theile gewöhnlich concav nach aussen, wenn auch viel schwächer als innerhalb der wachsenden Region bei aufrechten Stengeln; ziemlich stark ist die Krümmung jedoch bei den Luftwurzeln der Aroideen, wo auch zuweilen die entgegengesetzte Einkrümmung an der Spitze recht auffällig ist.

Die oben für die Stengel angegebenen Spannungszustände beziehen sich sämmtlich auf solche Internodien und Blattstiele, die bereits aus dem Knospenzustand herausgetreten sind; innerhalb der Knospen selbst und besonders am Vegetationspunkt scheinen keine oder nur ebenso geringe Schichtenspannungen zu bestehen, wie in den Wurzelspitzen. Erst mit der fortschreitenden Cuticularisirung der Epidermis der beginnenden Verdickung der Bastzellen treten die Spannungen deutlich hervor.

Nicht selten behalten einzelne Partien völlig ausgebildeter Organe, zumal von Blättern, die während des Wachsthums erworbenen Schichtenspannungen bei, die in solchen Fällen besonders gross zu sein pflegen: so ist es bei den Bewegungsorganen, den sogenannten Polstern der periodisch beweglichen und reizbaren Blätter der Papilionaceen, Mimosen, Oxalideen u. a., auf die wir zurückkommen.

Während in diesen Fällen die eigentlichen Blattstiele und die Internodien, aus denen sie entspringen, schon längst starr geworden sind und keine merklichen Schichtenspannungen mehr zeigen, findet man bei den Bewegungspolstern eine ausserordentliche Verlängerung der parenchymatischen Rinde, wenn man sie von dem axilen, festen Fibrovasalstrag abtrennt, und dementsprechende heftige Krümmungen, wenn man diese Organe der Länge nach spaltet. Den Gegensatz zu ihnen findet man in den sogenannten Knoten der Grashalme, d. h. in den ringförmigen polsterartigen Verdickungen an der Basis der Blattscheiden; in ihnen ist eine merkliche Spannung nicht vorhanden. Schneidet man eine radiale Lamelle

1) Die Längshälften gespaltener Wurzeln wachsen tagelang fort und krümmen sich dabei concav auf der Schnittfläche.

heraus und trennt man sie in innere und äussere Schichten, so treten keine Krümmungen ein, während solche in den jungen Internodialstücken, über den Knoten (umhüllt von den Scheiden) aufs lebhafteste sich geltend machen. Hier beruht, wie man annehmen darf, die Spannungslosigkeit oder doch die Geringfügigkeit der Spannung wahrscheinlich auf dem Zusammentreffen zweier Momente, einmal des Aufhörens des Wachsthums des Parenchyms in dem Polster (obgleich es wachsthumsfähig bleibt und unter Umständen neu zu wachsen beginnt) andererseits der Dehnbarkeit der Fibrovasalstränge, die hier innerhalb des Polsters nicht oder erst sehr spät verholzen, nachdem die Zellen derselben Stränge, da wo sie in der dünnen Scheide und im Internodium verlaufen, längst stark verholzt und starr geworden sind. So lange daher das Parenchym dieser Organe wächst, dehnt es die widerstandslosen Stränge aus, und wenn es zu wachsen aufhört, so bleibt keine merkliche Spannung übrig; bei den Bewegungsorganen periodisch beweglicher und reizbarer Blätter dagegen wird der axile Fibrovasalstrang elastisch resistent, bevor das umgebende Parenchym zu wachsen aufhört; geschieht dies nun, so bleibt eine Spannung übrig, welche durch die ausserordentliche Befähigung zur Turgescenz und Imbibition des Parenchyms noch gesteigert wird.

Versuchen wir es nun, uns Rechenschaft von den Ursachen zu geben, welche es bedingen, dass in den Internodien aufrechter, rasch wachsender Stengel anfangs (im Knospenzustand) die Spannung unmerklich ist, dann stark wächst und endlich in ganz ausgewachsenen Internodien wieder verschwindet, so ist man einstweilen noch mehr auf wahrscheinliche Vermuthungen, als auf wohl bewiesene Sätze hingewiesen.

Das erste Auftreten der Schichtenspannung muss jedenfalls vorwiegend auf Differenzen des Zellhautwachsthums zurückgeführt werden, welche es bedingen, dass die Zellhäute der einen weniger rasch als die der andern durch Einlagerung neuer Substanz wachsen; das geschieht zumal bei denen, wo das Dickenwachsthum der Häute später beginnt; das erste Moment bewirkt, dass die langsamer in die Länge wachsenden Gewebeschichten durch die rascher wachsenden passiv gedehnt werden, das zweite Moment aber vermindert ihre Dehnbarkeit in zunehmendem Grade, besonders wenn, wie im Holzkörper der Fibrovasalstränge, mit dem Dickenwachsthum der Zellhäute auch Verholzung verbunden ist, durch welche die Wände hart und resistent gegen Dehnungen werden. Je rascher nun andererseits im Mark, überhaupt im Parenchym, die dünn bleibenden Zellwände an Umfang (besonders an Länge) durch Flächenwachsthum gewinnen, desto stärker wird die Dehnung der passiv gedehnten Gewebeschichten. Dazu kommt die besondere Fähigkeit der Markzellen, das Wasser aus den älteren Theilen mit grosser Gewalt und Geschwindigkeit einzusaugen und so in den stärksten Turgor zu gerathen, der das Mark abgesehen von dem Flächenwachsthum seiner Zellhäute ausdehnt, eine Dehnung, durch welche die langsamer wachsenden Gewebeschichten ebenfalls beeinflusst werden, und die ihrerseits dazu beiträgt, das Flächenwachsthum der Markzellhäute zu steigern. Sind dann bei zunehmender innerer Ausbildung der Gewebe, die Holzbündel wirklich verholzt, wird dabei auch die Resistenz der immer mehr cuticularisirten Epidermis zu gross, so setzen diese Gewebe der ferneren Ausdehnung des Markes (durch Turgor und Wachsthum) einen unüberwindlichen Widerstand entgegen; die weitere Verlängerung des Internodiums wird unmöglich. Das noch vorhandene Ausdehnungsstreben

des Markes erlischt, seine Zellen verlieren sogar ihren Turgor, sie geben ihr Wasser oft an benachbarte Gewebe ab und füllen sich mit Luft.

Nach dieser, in der Hauptsache gewiss gerechtfertigten Anschauungsweise, wäre also der eigentliche Motor des Wachsthums bei den aus dem Knospenzustand herausgetretenen Internodien der Markkörper (überhaupt das dünnwandige Parenchym); erst durch die von ihm ausgehende Zerrung werden auch die anderen Gewebe befähigt, ihr Längenwachsthum zu bewirken, so lange sie überhaupt hinreichend dehnungsfähig sind. Bei der ausserordentlichen Befähigung des Markes, Wasser einzusaugen ist sogar der Gedanke erlaubt, dass das wachsende Mark den umliegenden Gewebeschichten das Wasser entzieht und ihre Zellen solcherart hindert, kräftiger zu turgesciren, womit ihnen eine der Ursachen des Flächenwachsthums der Häute verkümmert wird; auch ist zu beachten, dass, wie früher (Fig. 448) gezeigt wurde, die Turgescenz der gedehnten Zellen, schon durch die Dehnung selbst gemindert, die der zusammengedrückten Zellen (im Mark) gesteigert wird, womit abermals eine Ursache verschiedenen Flächenwachsthums der Häute gegeben ist. Endlich ist hervorzuheben, dass wenigstens bei Landpflanzen die aus der Knospe austretenden Internodien der Verdunstung ausgesetzt sind; diese Ursache des verminderten Turgors aber wird zunächst die Epidermiszellen und die unter ihnen liegenden Schichten, am wenigsten das Mark treffen.

Der grossen Bedeutung, welche hier dem Turgor für das Längenwachsthum eingeräumt wird, entspricht die Thatsache, dass das Längenwachsthum der Internodien durch Verminderung desselben, d. h. durch Welken der Sprosse, geradezu sistirt, durch Steigerung des Turgors (bei Vegetation in feuchter Luft, in Wasser) beschleunigt wird.

Die nächste und ausgiebigste Ursache der Gewebespannung in einem wachsenden Internodium wäre demnach die verschiedene Befähigung der verschiedenen Gewebe, zu turgesciren, was theils von der Natur ihrer Säfte, theils von der Structur ihrer Zellhäute, theils von ihrer gegenseitigen Lage abhängt. Der durch Imbibition bewirkten Quellung der Häute dürfte eine mehr secundäre Rolle zufallen, da man annehmen darf, dass auch bei geringem Turgor der Zelle die Haut noch Wasser genug findet, um ihr Imbibitionsvermögen zu sättigen. Käme es auf diese Sättigung an, so müssten wohl alle Gewebeschichten, auch bei geringerem, ja auf Null gesunkenem Turgor gleich stark wachsen. Ich denke mir das Verhältniss vielmehr so, dass durch die passive Dehnung der Zellhäute, welche der Turgor oder auch die Schichtenspannung in passivgedehnten Geweben bewirkt, die vollständig durchtränkte Zellhaut erst befähigt wird, in den Flächenrichtungen neue Substanz einzulagern, womit jedoch nicht gesagt ist, dass nicht noch andere Ursachen auf diese Einlagerung mitwirken.

Die Bedeutung des Turgors für das Wachsthum lässt sich gerade an isolirten Markcylindern in ganz auffallender Weise demonstriren, wie noch weiter unten gezeigt werden soll.

Wenn bei der Isolirung die vorher passiv gedehnten Gewebe sich plötzlich verkürzen, das positiv gespannte Mark sich plötzlich verlängert, so muss dieser Vorgang mit einer entsprechenden Formänderung der Zellen verbunden sein[1];

[1] An eine nur einigermassen erhebliche Volumenänderung der Markzellen bei der Isolirung ist wohl nicht zu denken, wenn man beachtet, dass weder das Wasser des Inhalts

die sich verkürzenden Zellen werden auch im Querschnitt weiter, die sich verlängernden des Markes aber enger werden müssen. Direct messbar sind diese Veränderungen der Querdimensionen jedoch nicht; wie sich leicht berechnen lässt, fallen die zu erwartenden Werthe so gering aus, dass man auf ihre Messung nach gewöhnlichen Methoden verzichten muss.

Jedenfalls folgt aber aus dem Gesagten, dass die passive Längsdehnung der Epidermiszellen u. s. w. im wachsenden Internodium dieselben enger macht, die junge Epidermis also, weil sie zu kurz für die innere Gewebemasse ist, auch zu eng für dieselbe sein muss; ebenso muss das Mark, an seiner Ausdehnung im wachsenden Internodium durch die umliegenden Schichten gehindert, sich in den Querrichtungen auszudehnen suchen, es wird, weil es für die längsgedehnten Gewebe eigentlich zu lang ist, auch zu dick für dieselben sein müssen und sie auseinander zu drängen suchen. Demnach folgt aus dem beobachteten Bestehen der Längsspannung der Gewebeschichten eines in die Länge wachsenden Organes, dass in demselben auch eine Querspannung der Art bestehen muss, dass die äusseren Schichten passiv nach aussen gedehnt werden, während die an ihrer Ausdehnung in die Länge gehinderten Markzellen sich quer zu erweitern suchen.

Wenn man niedrige Querscheiben[1] aus längswachsenden Organen durch einen radialen Längsschnitt spaltet, so klaffen sie auf, offenbar weil sich die Epidermis in peripherischer Richtung contrahirt, für die inneren Gewebe also vorher zu eng, d. h. passiv gedehnt war. Dagegen scheint das Bestreben an ihrer Längsdehnung gehinderter Markzellen, sich quer zu erweitern, nicht immer durch das umliegende Holz und Rindengewebe verhindert, sondern oft sogar dadurch unterstützt zu werden, dass diese das Mark umhüllenden Gewebeschichten in Richtung der Peripherie stärker wachsen als das Mark und dem entsprechend es in der radialen Richtung nach aussen zerren. Einen augenfälligen Beweis für dieses Verhalten liefert das so überaus häufige Hohlwerden von Stengeln und Blattstielen innerhalb der Zeit und Region, wo noch lebhaftes Längenwachsthum stattfindet; das Dickenwachsthum des Markes reicht nicht hin, den von dem umliegenden Gewebe umschlossenen und sich erweiternden Raum zu erfüllen, seine Zellen trennen sich in longitudinaler Richtung; und der Holzcylinder bleibt auf seiner Innenseite von einer Markschicht ausgekleidet, deren Längsspannung noch fort besteht. Demonstriren lässt sich das Vorhandensein dieser Zerrung des Markes nach aussen auch in längswachsenden und zugleich rasch an Umfang zunehmenden Internodien mit soliden Markcylindern (Nicotiana, Sylphium perfoliat.), indem man eine frische Querplatte (auf Glas liegend) durch einen axilen Längsschnitt halbiert; statt dass nun die beiden Schnittflächen des Markes parallel neben einander liegen, ziehen sie sich bogenförmig von einander ab, so dass die Holzrindentheile des Schnittes an der Querscheibe einander noch berühren, in der Mitte des Markes aber beide Hälften auseinander weichen. Dies ist ein Zeichen der nach aussen gerichteten Zerrung des Markes und der Tendenz des Holzrindenmantels sich peripherisch auszudehnen.

---

noch die mit Wasser durchtränkten Häute durch Druck und Dehnung bei den hier wirksamen Kraftgrössen ihr Volumen ändern. Eine Volumenänderung des ganzen Marks könnte höchstens durch eine Volumenänderung der Intercellularräume in Folge der Formänderung der Zellen eintreten.

1) Sachs, Exp.-Physiol. 1865. p. 471.

Uebrigens beruhen diese Angaben bis jetzt auf wenigen Beobachtungen, von deren Erweiterung bessere Aufschlüsse zu erwarten sind. Vermuthen darf man jedoch schon jetzt, dass in jungen Internodien, bevor die Verholzung des Fibrovasalsystems beginnt, das Mark einen in den Radialrichtungen nach aussen zielenden Druck ausübt, dem sich später, wenn das Wachsthum von Holz und Rinde in tangentialer Richtung stärker wird, eine Zerrung nach aussen beigesellt, die endlich so stark wird, dass sie das quergerichtete Dehnungsstreben des Markes überwiegt, so dass dieses nun wirklich in der Querrichtung passiv gedehnt (und gleichzeitig in longitudinaler Richtung zusammengedrückt) ist, bis endlich seine Zellreihen in der Mitte sich von einander lösen und eine axile Markhöhle entsteht, wenn nicht etwa das ganze Mark seine Säfte verliert und vertrocknet, wie z. B. bei Sambucus Nigra u. a. Wenn aus den Beobachtungen von Kraus (bot. Zeit. 1867 p. 112) hervorgeht, dass die Markzellen wachsender Internodien mikroskopisch gemessen länger sind als die ausgewachsener Internodien, so ist dies nach dem bisher Gesagten, dahin zu verstehen, dass die Markzellen endlich ihre Fähigkeit sich bei der Isolirung longitudinal zu strecken, verlieren; innerhalb des Internodiums sind sie gewiss nicht anfangs länger, später wirklich kürzer, sondern dies tritt erst bei der Isolirung ein und beweist, dass die Markzellen zuletzt die Fähigkeit, ihre Form im Augenblick der Isolirung zu ändern, verlieren, also starr werden.

Die hier über die Gewebespannung wachsender Internodien und Blattstiele vorgetragenen Anschauungen finden, wie ich glaube, eine Stütze in der Thatsache, dass auf die plötzliche, sehr kräftige Verlängerung des Markes im Augenblicke seiner Befreiung von den umliegenden Gewebeschichten, eine langsam fortschreitende, aber Tage lang andauernde Verlängerung folgt, während dagegen die passiv gedehnte Rinde und Epidermis nachträglich kaum noch eine erhebliche Verkürzung (aber auch im Wasser liegend keine Verlängerung nach Kraus) erfährt. Diese nachträgliche Verlängerung des isolirten Markes findet in ungemein energischer Weise statt, wenn es in Wasser liegend solches aufnimmt, wie bereits Kraus gezeigt hat, aber die Verlängerung dauert auch (was bisher übersehen wurde) fort, wenn das Mark in trockener Luft sogar geringe Quantitäten seines Wassers verliert.

Der isolirte Markcylinder eines wachsenden Internodiums ist sehr schlaff, dehnbar, biegsam; legt man ihn in Wasser, so wird er in kurzer Zeit straff, steif, elastisch, länger und, wie es scheint, auch dicker; die Verlängerung kann in wenigen Stunden bis 40% und selbst mehr betragen. Diese Vorgänge sind erklärlich, wenn man den Markzellen eine sehr kräftige Endosmose zuschreibt[1]), vermöge deren sie in hohe Turgescenz gerathen, wobei die Markzellen nicht nur beträchtlich umfangreicher, sondern auch steifer werden müssen (vergl. oben). Die beträchtliche Umfangszunahme aber setzt, bei der Geschwindigkeit des Vorgangs, eine sehr beträchtliche Dehnbarkeit der Zellhäute voraus. Lässt man Markprismen in freier Luft liegen, so verkürzen sie sich selbst unter diejenige Länge, die sie im ganzen Internodium besassen, (Kraus l. c. Tabellen p. 29); offenbar ziehen sich, indem

1) Die Concentration der Parenchymsäfte ist trotz der heftigen Wassereinsaugung sehr gering, wie die Thatsache beweist, dass ich in solchen Markcylindern nur 5—10% Trockensubstanz fand, wovon doch ein beträchtlicher Theil auf die Zellhäute und das Protoplasma entfällt.

der Turgor durch Wasserverlust sinkt, die vorher gedehnten Zellhäute elastisch zusammen.

Sorgt man nun aber dafür, dass isolirte Markcylinder zwar kein Wasser aufnehmen, aber auch nur unbeträchtliche Quantitäten verlieren können, indem man sie in eine Glasröhre oder einen mit trockener Luft gefüllten Glascylinder von etwa 1 Liter Inhalt einschliesst, so verlängern sie sich dennoch Tage lang, wenn auch nicht so beträchtlich wie bei Wasseraufnahme, so doch sehr deutlich, und zwar trifft die Verlängerung vorwiegend die älteren Theile, während die jüngsten sich zuweilen verkürzen. Das Ganze wird an der Oberfläche trocken und dabei steif. Aus zahlreicheren Beobachtungen wähle ich die folgende zur Erläuterung des Gesagten.

Ein Markprisma eines 235,5 mm. langen Sprosstheils von Senecio umbrosus verlängerte sich im Augenblicke der Isolirung um 5,7% und wog 5,3 Gramm. Es ward durch Tuschestriche in drei Theile getheilt, von denen I das älteste, III das jüngste Stück umfasste; die Längen waren I=100 mm., II=100 mm., III=19,0 mm.

Darauf wurde das Markprisma in ein trockenes Glasrohr gesteckt, dieses beiderseits verkorkt. Nach 14 Stunden zeigten die Theile folgende Verlängerungen: I um 4,5 mm., II um 6,5 mm., III um 2,0 mm. (= 4,1%) ; dabei hatte das Mark 0,15 Gramm Wasser verloren. Nach abermals 26 stündigem Verweilen in dem Glasrohr waren neuerdings folgende Verlängerungen der Theile eingetreten:

Bei I um 2,5 mm., II um 0,5 mm., III verkürzt um 0,5 mm. Dabei war kein weiterer Gewichtsverlust eingetreten, weil die Wand des Glasrohres sich mit feinem Wasserdunst beschlagen hatte.

Das Mark wurde nun in Wasser gelegt, und schon nach 6 Stunden waren folgende Verlängerungen eingetreten:

I um 18 mm., II um 23 mm., III um 11 mm.
oder [1] I um 16,8% II um 21,6% III um 21,6%

Dabei wurde das Mark beträchtlich dicker und nahm 6,0 Gramm Wasser auf

Die Trockengewichtsbestimmung ergab, dass es nur 0,22 Gramm feste Substanz enthielt; diese Substanz war nach der Isolirung des Markes mit 5,08 Wasser vereinigt, verlor dann 0,15 Gramm, am Ende des Versuchs aber hatte sie noch 6 Gramm aufgenommen; oder Anfangs enthielt das Mark 4,23 %, am Ende nur 1,97% feste Masse. Versuche dieser Art zeigen, dass das Mark der jüngsten Internodien sein Wasser am leichtesten durch Verdunstung verliert, wie aus der Verkürzung folgt; Kraus kam durch andere Versuche zu demselben Resultate und zeigte ausserdem, (nicht im Gegensatz wie er sagt, sondern in Uebereinstimmung damit), dass das ältere Mark wachsender Internodien das Wasser energischer anzieht und sich dabei stärker ausdehnt als das jüngere. (Kraus l. c. p. 123.)

Fragt man nun, wie die Verlängerung des Markes trotz des, wenn auch kleinen, Wasserverlustes zu denken sei, so wird man zunächst beachten müssen, dass die Oberfläche desselben unter den genannten Bedingungen auffallend trocken wird. Es ist kaum möglich diese bedeutende Austrocknung der Oberfläche auf den geringen Wasserverlust, den die Wägung des Ganzen ergiebt, zu schieben, wahrscheinlich ist es vielmehr, dass die inneren Markzellen den äusseren das

1) Nämlich verglichen mit der Länge vor dem Einlegen in Wasser.

Wasser entziehen und sich dabei verlängern; die äussern aber würden sich verkürzen, wenn sie nicht durch die innern gedehnt würden. Dass dies wirklich der Fall ist, zeigt die Steifheit des Markes in diesem Zustand, die von der zwischen trockener Aussenschicht und saftiger Innenmasse bestehenden Spannung herrührt; halbirt man nämlich das Markprisma der Länge nach, so klaffen die Theile nach aussen, zuweilen krümmt sich die Aussenseite sogar sehr kräftig concav. Wenn nun die inneren Markzellen im Stande sind, den äussern das Wasser zu entziehen, so darf man annehmen, dass auch die äusseren Markzellen im Stande sind, dem umliegenden Holz und überhaupt den peripherischen Geweben Wasser zu entziehen, diese dadurch an kräftiger Turgescenz zu hindern, wodurch ihr Wachsthum verlangsamt wird zu Gunsten des Markes, von dem sie nun passiv gedehnt werden. Beachtenswerth ist dabei, dass die Markzellen bei einem Minimum von gelösten Stoffen in ihrem Inhalt, dennoch so kräftig das Wasser einsaugen, es umliegenden Geweben entziehen, die offenbar viel reicher an gelösten Inhaltsstoffen sind.[1])

Aus den mitgetheilten Beobachtungen ergiebt sich nun auch von selbst, warum Längshälften oder Längsviertel von Sprossen in Wasser gelegt sich so ausserordentlich stark nach aussen krümmen, und warum eine, wenn auch geringere, aber langezeit zunehmende Krümmung auch dann eintritt, wenn man derartige Stücke in einem verschlossenen Glas mit anfangs trockener Luft liegen lässt.

2) Querspannung, verursacht durch nachträgliches Dickenwachsthum des Holzes. Es wurde weiter oben darauf hingewiesen, dass schon während des Längenwachsthums und verursacht durch die Längsspannung auch Querspannungen auftreten, deren genauere Kenntniss von der Zukunft zu erwarten ist. Mit dem Beginn des durch den Cambiumring vermittelten Dickenwachsthums des Stammes tritt eine neue Ursache der Gewebespannung und zwar in radialer und peripherischer Richtung wirkend auf, und diese Querspannung dauert im Allgemeinen so lange als die Thätigkeit des Cambiumringes. Die durch den letzteren erzeugten Gewebeschichten haben zunächst das Streben, sich in tangentialer Richtung mehr auszudehnen, als dem von der Epidermis und der primären Rinde umschlossenen Raum entspricht; diese äusseren Gewebe werden demnach in peripherischer Richtung gedehnt, und da sie elastisch sind und sich zusammenzuziehen suchen, üben sie in den radialen Richtungen einen Druck auf das Cambium und seine Producte, das Holz und die secundären Rindenschichten. Dazu kommt aber noch, dass die auf der Innenseite des Cambiums erzeugten Holzringe in tangentialer Richtung stärker wachsen als die auf der Aussenseite erzeugten Phloëmgewebe, welche dadurch passiv gedehnt werden. Demnach besteht während des Dickenwachsthums im Querschnitt des Stammes ein Spannungsverhältniss der Art, dass jede Gewebeschicht auf ihrer Aussenseite peripherisch gedehnt auf ihrer Innenseite in radialer Richtung gedrückt ist, oder dass jede Gewebeschicht auf der Aussenseite negativ, auf der Innenseite positiv gespannt ist. Trennt man die einzelnen Schichten einer Querscheibe, nämlich Epidermis, primäre Rinde, secundäre Rinde (Phloëm), Holz, und vergleicht man ihre Umfangslängen, so hat man also für die Querspannung:

---

1) Ich begnüge mich hier mit diesen Andeutungen, da ich Ausführlicheres in den Arbeiten des botan. Instituts in Würzburg mittheilen werde. Aehnlich wie das Mark verhalten sich auch die aufsaugenden Rindenzellen und Haare der Wurzeln.

$E < R < Ph < H.$

Mit zunehmendem Dickenwachsthum steigert sich die Querspannung, wie aus den ausführlichen Untersuchungen von Kraus hervorgeht, d. h. trennt man an einer Querscheibe des Stammes oder einem verholzten Aste die Geweberinge von einander, indem man sie durch einen Längsschnitt spaltet und dann in Richtung der Peripherie von einander ablöst, so ziehen sie sich um so mehr zusammen, je näher sie dem Umfang liegen, und die Zusammenziehung, verglichen mit dem Umfang, den das Ganze hatte, ist um so beträchtlicher, je älter die Querscheibe ist. Die Zerrung, welche bei der Querspannung die Zellen der Epidermis und primären Rinde erfahren, erkennt man mikroskopisch auf dem Querschnitt sehr leicht, wenn man, zumal bei rasch in die Dicke wachsenden Stauden, wie Helianthus, Ricinus, an Zweigen von Ribes u. s. w. junge Internodien mit solchen, die bereits einige Wochen oder Monate lang Holz gebildet haben, vergleicht; man sieht an der Form der Zellen, dass sie in peripherischer Richtung gewaltsam gezerrt werden (Fig. 56) und in Folge dessen in tangentialer Richtung stark gewachsen sind; durch radial gestellte Längswände werden die so veränderten Zellen gefächert. Endlich aber folgen Epidermis und primäre Rinde dem peripherischen Zuge nicht mehr, es entstehen Längsrisse im Rindengewebe, gewöhnlich nachdem die Korkbildung begonnen hat. Wenn nun an älteren Stammtheilen Periderm und Borke sich gebildet haben, so sind es diese secundären Hautgewebe, welche eine beständige Zerrung in peripherischer Richtung erfahren und demzufolge einen radialen Druck auf das lebendige Phloëm, Cambium und Holz üben. Die nächste Folge dieser von den inneren wachsenden Geweben ausgeübten Dehnung ist das Aufreissen der Borkeschichten vorwiegend in longitudinaler Richtung. Die Form der Risse hängt jedoch von dem Verlauf der Bastbündel, die bereits in die Borkebildung hineingezogen sind, und von dem sonstigen Zusammenhang der Gewebe ab. Wächst ein Stammtheil nicht als Cylinder oder schlanker Kegel, sondern nimmt er die Form einer kugeligen Anschwellung an, wie bei Beaucarnea und Testudinaria, so reissen die Peridermschichten in Form ziemlich regelmässiger Polygone auseinander, welche die sphärische Oberfläche des Stammes wie Schilder bedecken. Zugleich zeigen diese Beispiele einer sphärischen Schichtenspannung, dass auch bei Monocotylen mit nachträglichem Dickenwachsthum des Stammes ähnliche Spannungen erzeugt werden, wie bei der Thätigkeit der echten Cambiumringe; denn hier ist derselbe durch einen Verdickungsmantel ersetzt, in welchem beständig neue Lagen von Fibrovalsträngen und zwischen liegendem Parenchym erzeugt werden. (vergl. p. 111, Fig. 91.)

Es leuchtet ein, dass, bevor die Borke reisst, oder bestehende Risse sich erweitern und nach innen vordringen, die Querspannung eine gewisse und bei der grossen Festigkeit der Borke sehr bedeutende Kraft erreichen muss, dass aber im Moment des Reissens selbst, wenigstens ein Theil der Spannung ausgeglichen wird; daher kommt es offenbar, dass man, wie Kraus angiebt, an Stämmen oberhalb der Stelle, wo die Borkenabschuppung beginnt, ein Maximum der Querspannung (gemessen in der oben angegebenen Art) findet. Aber auch bei einjährigen Stämmen mit lebhaftem Dickenwachsthum, wie Helianthus, Dahlia u. a. nimmt die Querspannung, wenn man sie vom Gipfel abwärts nach der Wurzel hin untersucht, nicht immerfort zu, sondern zeigt in einer mittleren Höhe ein Maximum, in dem tiefer unten am Stamm geringere Spannung herrscht. Erklär-

lich ist diese Erscheinung, wenn man bedenkt, dass durch den lange anhaltenden Druck, den die Rinde von innen her erfährt, ihre Elasticitätsgrenze nach und nach überschritten wird, und dass zugleich die gezerrten Zellwände durch Intussusception wachsen, also einen Theil ihrer Dehnung durch Einlagerung neuer Substanz ausgleichen.

Während wir als den Hauptfactor der longitudinalen Spannung wachsender Internodien und Blattstiele vor der Verholzung den Turgor des Markes und seine enorme endosmotische Kraft hinstellen durften, ist es dagegen wahrscheinlich, dass bei der Querspannung ganz vorwiegend die Imbibition und Quellung der Zellhäute in Wirksamkeit tritt. Das Holz, von welchem die Querspannung vorwiegend ausgeht, ist im fertigen Zustande für eine Ausdehnung durch Turgor kaum geeignet: bei den gehöft getüpfelten Zellen und Gefässen fällt dieser ohnehin weg, die geschlossenen Holzzellen, wenn bei ihnen auch Turgescenz möglich ist, können sich doch nicht stark ausdehnen, da ihre eigene Wand und die sie umgebenden Holzelemente viel zu wenig dehnbar sind um unter dem Einfluss des hydrostatischen Druckes in den geschlossenen Hohlzellen sich erheblich auszudehnen. Dagegen wurde oben bereits gezeigt (§ 13), welche beträchtliche Dimensionsänderungen das Holz zumal in Richtung der Peripherie und des Radius durch blosse Imbibition und Quellung erfährt. Jede neu entstandene Holzlage auf der Innenseite des Cambiumringes hat das Streben, sich in peripherischer Richtung zu erweitern, so lange der Wasservorrath hinreicht, eine entschiedene Quellung der Häute hervorzurufen. Dadurch wird aber das cambiale Gewebe in tangentialer Richtung gedehnt; die so bewirkte Erweiterung seiner Zellen wird hier durch Turgescenz unterstützt, und bei der Dünnwandigkeit der Cambiumzellen darf man annehmen, dass es grade der Turgor derselben ist, der das Cambium vor dem Zerquetschtwerden zwischen Holz und Rinde schützt. Die Elemente der secundären Rinde, die Bastzellen und das Phloëmparenchym sind für kräftige Dimensionsänderungen durch Quellung kaum geeignet; jene sind zwar dickwandig, aber nicht so gelagert, um eine durch Quellung an Umfang zunehmende Schicht zu bilden; Periderm und Borke endlich trockenen aus und ziehen sich dabei, wenn auch unbeträchtlich, doch mit namhafter Gewalt zusammen.

Die alljährlich wiederkehrende Erfahrung zeigt, dass die Risse in der Borke. zumal dickerer Bäume am Ende des Winters, Februar und März, sich vertiefen und erweitern, offenbar in Folge der starken Quellung des Holzkörpers, der in dieser Zeit am wasserreichsten ist, während die Borke in der trokenen Winterluft Zeit hatte stark auszutrockenen und sich zusammen zu ziehen. Sind nun die Risse in Folge der starken so erzeugten Spannung erweitert, was man leicht an den frischen Rissflächen erkennt, so beginnt in Folge des feuchtenFrühjahrswetter die Borke zu quellen, die Spannung zwischen ihr und dem Holz wird viel geringer. und jetzt beginnt von neuem die Holzbildung im Cambium; indem während des Sommers der Holzkörper dicker wird, trocknet auch die Borke aus und wird enger: die Spannung zwischen aussen und innen wächst abermals, um im folgenden Frühjahr wieder sich auszugleichen. So entsteht nicht nur eine jährliche Periode der Querspannung, sondern diese ist auch, wie wir unten sehen werden, die Ursache der Bildung von Frühjahrs- und Herbstholz in den Iahreslagen des Holzkörpers.

Das in diesem Paragraphen Gesagte liesse sich in Kürze so zusammenfassen: die anfangs homogenen Gewebe differenziren sich zunächst derart, dass chemisch-physikalische Verschiedenheiten zu Stande kommen, in deren Folge gewisse Schichten, zumal das Mark, stärker als andere das im Gewebe vorhandene Wasser einsaugen und deshalb stärker wachsen, wodurch die minder turgescirenden, an sich langsamer wachsenden, einer passiven Zerrung ausgesetzt sind, die ihr Wachsthum beschleunigt. Nach Aufhören des Längenwachsthums ist es vorwiegend die stärkere Imbibition und Quellung des Holzes, welche die umhüllenden Gewebeschichten aus einanderdrängt und ihr peripherisches Wachsthum beschleunigt.

Demnach hängt die Grösse der Längs- und Querspannung vorwiegend von der Wasserzufuhr in das turgescirende Mark und das quellende Holz ab; jede Verminderung der Turgescenz im Mark wird eine Verkürzung desselben und somit auch Verkürzung und Erschlaffung des ganzen Sprosses, soweit er gedehnte Schichten enthält, bewirken, was mit der Beobachtung vollkommen stimmt, insofern welkende, d.h. durch Transpiration wasserarm gewordene Sprosse nicht nur kürzer, sondern auch schlaff werden. Ebenso muss jede Verminderung des Imbibitionswassers im Holz die Querspannung vermindern und den Gesammtdurchmesser verkleinern. Dagegen braucht ein geringer Wasserverlust der peripherischen, passiv gedehnten Gewebe nicht unmittelbar eine bedeutende Steigerung ihres Strebens, sich zusammenzuziehen, zu bewirken, da ihre Dimensionsänderungen durch Turger und Imbibition weit unbeträchtlicher sind als bei jenen.

Sind nun Ursachen vorhanden, welche einen täglichen, periodischen Wechsel des Wassergehaltes der Gewebe bedingen, so wird daraus auch ein periodisches Auf- und Abschwanken der Längs- und Querspannung resultiren. Eine solche tägliche Periode der Gewebespannung wurde von Kraus (l. c. p. 122) in der That aufgefunden, und zwar in der Form, dass die durch die Längendifferenz des Markes und der Rinde gemessene Längsspannung sowohl als die durch das Klaffen der abgelösten Rinde verholzter Stämme gemessene Querspannung unter den normalen Lebensverhältnissen vom frühesten Morgen an bis zum Mittag oder zu den ersten Nachmittagsstunden abnimmt (ein Minimum erreicht) und dann wieder zunimmt, um am frühen Morgen ein Maximum zu gewinnen. Auf ganz anderem Wege fand Millardet (siehe weiter unten) diese Periodicität bestätigt, und da seine Objecte eine genaue Messung zuliessen, beobachtete er ausserdem eine meist geringere Hebung der Spannung am Nachmittag. Trotz der z. Th. entgegenstehenden, meist aber bestätigenden Angaben von Kraus bin ich geneigt, diese Periodicität ganz vorwiegend oder allein dem wechselnden Wassergehalt der Pflanze zu verschiedenen Tageszeiten zuzuschreiben. Wenn während der Nacht die Transpiration sehr vermindert wird, so muss der Wassergehalt der Pflanze und mit ihm die Spannung steigen, umgekehrt wird die bis zum Nachmittag zunehmende Transpiration die Spannung vermindern. Es fehlt hier an Raum, die entgegenstehenden Angaben der Beobachter hinreichend zu würdigen, z. Th. wird dieses ohnehin im Folgenden geschehen. Nur möchte ich gleich hier darauf hinweisen, dass die Periode, zumal der Längsspannung, vielleicht auch unmittelbar vom Licht (d. h. nicht insofern die Strahlung wärmt und die Verdunstung steigert) mit abhängig sein könnte (was jedoch durch die Versuche von Kraus l. c. p. 125 nicht bewiesen wird). Was dagegen die Existenz einer von Temperatur, Licht und Wassergehalt unabhängigen täglichen Periode betrifft, so würde ich zur Annahme einer solchen erst dann mich entschliessen können, wenn jede andere Erklärung der Erscheinungen unmöglich wäre; das ist gegenwärtig nicht mehr der Fall; bei dem innigen Zusammenhang und dem gegenseitigen Bedingtsein von Wachsthum und Gewebespannung, bei der von mir gefundenen Thatsache[1]), dass die tägliche Periode des Längenwachsthums in allen Einzelnheiten mit der von Millardet und Kraus beobachteten täglichen Periode der Spannung übereinstimmt, und demnach nur durch den Wechsel von Temperatur und Licht hervorgebracht wird, halte ich es für sehr wahrschein-

1) Sachs, Arbeiten des bot. Instituts zu Würzburg 1872. Heft II, p. 168.

lich, dass auch die tägliche Spannungsperiode insofern von diesen Agentien abhängt, als sie einerseits das Wachsthum und durch dieses die Spannung beeinflussen, andererseits aber den Wassergehalt des Gewebes durch Transpiration und Wasserzufuhr von den Wurzeln her verändern. Wie alle anderen periodischen Erscheinungen des Pflanzenlebens bedarf auch die der Gewebespannung einer sehr sorgfältigen Untersuchung der äusseren Ursachen, bevor man zu dem letzten Auskunftsmittel greift, innere periodische Aenderungen anzunehmen, die an sich bei dem gegenwärtigen Stande der Wissenschaft ganz unerklärlich sind.

§ 16. Veränderung des Wachsthums durch Druck und Dehnung. Auf sehr verschiedene Weise kann es geschehen, dass Zellentheile oder ganze Gewebemassen Druck und Dehnung erfahren; einerseits findet das in ganz normaler Art, in Folge der Gewebespannung statt, andrerseits können mehr zufällige, äussere Umstände dahin wirken, dass einzelne Zellen oder Gewebemassen durch feste Körper stellenweise gedrückt oder gedehnt werden, oder es werden gespannte Gewebe zufällig von Druck oder Dehnung, denen sie normal unterliegen, befreit. Die zahlreichen Erscheinungen, welche darauf hindeuten oder beweisen, dass auf diese Weise das Wachsthum verändert wird, sind aber bis jetzt von diesem Gesichtspunkt aus nur in einigen Fällen genauer untersucht; das Folgende soll daher nur jüngeren Botanikern eine wahre Fundgrube neuer Entdeckungen aufweisen, deren Ausbeute sicherlich zur Begründung einer mechanischen Theorie des Wachsthums viel beitragen würde.

1) Druck von innen her, durch den sie ausgedehnt wird, erfährt jede Zellhaut, so lange die Zelle turgescirt. Da nun die tägliche Erfahrung des Mikroskopikers lehrt, dass alle wachsenden Zellen turgesciren, dass dagegen jede des Turgors unfähige Zelle, welche in der Haut Oeffnungen besitzt, nicht mehr wächst; da ferner welkende Internodien, Blätter und Wurzeln zu wachsen aufhören, dagegen um so stärker wachsen, je lebhafter sie turgesciren, so darf man wohl annehmen, dass der Turgor eine wesentliche Bedingung des Zellhautwachsthums ist. Einigermaassen begreiflich erscheint dies, wenn man die in § 1 (III Buch) angedeutete von Nägeli ausgebildete Theorie des Wachsthums und die Versuche von Traube mit künstlichen Zellen zu Grunde legt; man darf dann annehmen, dass bei der Dehnung der Zellhaut durch den hydrostatischen Druck des Saftes die mit Wasser erfüllten Zwischenräume der festen Zellhautpartikeln sich ein wenig vergrössern und so zur Einschiebung neuer fester Substanz Raum gewonnen wird, worauf die Dehnung durch den Turgor von neuem beginnt und denselben Effect hervorruft.

Die jedesmalige Dehnung an irgend einer Stelle der Haut und die ihr entsprechende neue Einlagerung wird aber von der inneren Beschaffenheit der Haut selbst vorwiegend abhängen; nicht nur verschiedene Stellen der Haut werden sich in ihrer Dehnbarkeit unterscheiden, sondern auch an demselben Hautstückchen wird die Dehnbarkeit in longitudinaler Richtung eine andere sein können als in tangentialer oder schiefer Richtung, wie schon die Quellungserscheinungen der Zellhäute erkennen lassen. Dass aber eine solche Verschiedenheit der Dehnbarkeit in verschiedenen Richtungen wirklich allgemein besteht, zeigt ohne weiteres die Thatsache, dass wachsende Zellen die manigfaltigsten Umrisse, cylindrische, ...nförmige u. s. w. annehmen, da doch bei gleichartiger Dehnbarkeit der Haut ... allen Richtungen hin die Zellen sämmtlich unter dem Einfluss des Turgors ...lig, oder bei gegenseitigem Druck polyedrisch werden müssten. Mit diesem

Wenigen ist aber auch so ziemlich Alles gesagt, was wir gegenwärtig über die Beziehung von Dehnbarkeit, Turgor und Wachsthum durch Intussusception wissen. Hervor zu heben ist noch, dass in Uebereinstimmung mit Obigem die Zellen um so dünnwandiger, ihre Wände also um so dehnbarer zu sein pflegen, je rascher sie an Umfang zunehmen; das Dickenwachsthum der Haut beginnt gewöhnlich erst dann, wenn die Umfangszunahme abnimmt oder bereits aufgehört hat.

Verursacht nun die durch den Turgor bewirkte Dehnung der Zellhaut ihr Flächenwachsthum, so wird etwas Aehnliches auch dann eintreten müssen, wenn die Zellhaut bei geringem Turgor auf andere Weise durch (für sie äussere) Kräfte gedehnt wird, wie es bei der Epidermis und Rinde der Sprosse in Folge der Gewebespannung geschieht. Wenn an langen Internodien und Blättern diese Zellen allgemein vorwiegend in longitudinaler Richtung wachsen, an breiten Blattflächen dagegen zu polygonalen Tafeln werden, so darf man dies wohl zum Theil auf die hauptsächlich longitudinale Zerrung derselben in dem ersten, ihre allseitige Zerrung in den Flächenrichtungen im zweiten Fall zurückführen.[1]) Dass die Zellen der primären Rinde an rasch in die Dicke wachsenden Sprossen nicht nur in tangentialer Richtung gezerrt werden, sondern auch in dieser Richtung lebhaft wachsen,[2]) wurde schon erwähnt.

2) Druck von aussen her auf die durch Turgor gedehnte Zellhaut findet sich in sehr einfacher Form, wenn an der Spitze fortwachsende Zellen auf feste Körper treffen, wie die Wurzelhaare der Landpflanzen auf die Körnchen des Bodens.[3]) Die sehr dünnen und dehnbaren Häute legen sich hier der unregelmässigen Oberfläche der Körper fest an, ähnlich wie wenn man einen eckigen Körper von aussen her auf eine mit Wasser gefüllte elastische Blase drückt; allein später behalten sie, auch wenn der Druck aufgehoben wird, die so erlangten Umrisse, offenbar in Folge von Einlagerung neuer Substanz, welche die anfangs nur durch Dehnung bewirkte Form bleibend macht. Das Entgegengesetzte findet statt, wenn der äussere Druck auf die Zellhaut aufgehoben wird. Einen sehr einfachen Fall bietet in dieser Hinsicht die Tüllenbildung in den Gefässen (vergl. p. 28 ff. I. Buch). Die Tüllen entstehen da, wo die dünne, nicht verholzte wachsthumsfähige Zellhaut einer Holzparenchymzelle die offenen Tüpfel eines benachbarten Gefässes begrenzt, in dem das über die Oeffnung gespannte Hautstück, welches durch den Druck des eigenen Zellsaftes in die Tüpfelöffnung hinein gedrückt wird, nun papillös sich auswölbend durch die enge Oeffnung hervortritt und in dem freien Raum des hohlen Gefässes sich mächtig ausdehnt. So lange das junge Gefäss selbst noch Saft enthält und turgescirt, hält sein Turgor dem der benachbarten Zelle das Gleichgewicht; wird aber der Zellsaft des Gefässes resorbirt, so folgt die das Tüpfel überspannende Haut dem nun einseitigen Druck und wächst in dieser Richtung. Künstlich lassen sich durch Aufhebung des Druckes, den Zellen durch ihre benachbarten Gewebe erfahren, ähnliche Vorgänge hervorrufen; so z. B. quillt das Cambium an querdurchschnittenen Holzzweigen aus der Schnittfläche in Form

1) Specielleres über den möglichen Einfluss der Gewebespannung auf die Bildung der Spaltöffnungen vergl. bei Pfitzer, Jahrb. f. wiss. Bot. VII, p. 542.

2) Ueber die Abhängigkeit der radialen und peripherischen Reihenlagerung der Zellen auf dem Querschnitt von dem Dickenwachsthum vergl. die klare Darstellung Nägeli's, in dessen »Dickenwachsthum des Stengels bei den Sapindaceen«. München 1864, p. 13 ff.

3) Sachs, Exp.-Physiol. p. 186.

eines sich verbreiternden Wulstes zwischen Rinde und Holz über die Schnittfläche hervor, wenn diese in feuchtem Sand oder feuchter Luft gehalten wird. Dieser sogenannte Callus entsteht durch Wachsthum der unverletzten dem Schnitte nächsten Cambium- und benachbarten Rindenzellen zunächst in der Längsrichtung, wo sie vorher durch die nun weggeschnittenen an der Verlängerung gehindert waren; über den Schnitt hervorgetreten wachsen sie nun auch, getrieben durch den Turgor seitlich stärker als vorher; Theilungen durch Querwände und Längswände folgen diesen Vorgängen.[1] Die weitere Ausbildung eines solchen Callus an den Stellen, wo Aeste abgeschnitten worden sind, führt zu den bekannten Ueberwallungen der Wundflächen. — In zufällig hohl gewordenen Internodien von Phaseoluskeimpflanzen fand ich (1854) die Markzellen, welche die Höhlung umgaben, zu keulenförmigen oder kugeligen Papillen in den Hohlraum hineingewachsen, Theilungen waren erfolgt und Zellkerne in den so entstandenen Zellen vorhanden. Dieselben Markzellen, welche an ihren freien, der Höhlung zugewandten Hautfläche, dieses lebhafte Wachsthum zeigten, würden, wenn das Mark solid geblieben wäre, ihre polyedrische Form behalten haben, weil jede Wandfläche dem Druck zweier benachbarten Zellsäfte ausgesetzt gewesen wäre; durch die Entstehung der Höhlung jedoch blieb nur der einseitige Druck des Turgors einer Zelle übrig, der nun das freie Hautstück hinauswölbte und ein lebhaftes Flächenwachsthum darin veranlasste.[2] Diese und andere Erscheinungen zeigen, dass es oft genügt, nur den Druck, dem die Gewebe und einzelne Zellen normal unterliegen, zu beseitigen, um die nun freien Wandflächen zu einem lebhaften Wachsthum nach dem freien Raum hin zu veranlassen, wobei wenigstens anfangs offenbar die Dehnung der freien Hautflächen durch den Turgor der eigenen Zelle, welchem früher durch den Turgor der Nachbarn das Gleichgewicht gehalten wurde, die Ursache des neuen Wachsthums ist. Dass bei weicheren Geweben aber ein sehr unbedeutender Druck von aussen her genügt, ihr Wachsthum an der berührten Stelle zu sistiren, zeigen manche grosse Pilze, welche sich im Laubboden der Wälder entwickeln und mit ihrem Hutrande leichte, lose liegende Blätter, Holzstückchen u. dgl. umwachsen, umwallen, zuweilen ganz umschliessen. Offenbar hindert hier der unbeträchtliche Druck von Aussen das Flächenwachsthum der berührten Zellhäute, während die benachbarten sich seitlich ausbreiten und den Körper umfassen.

Den auffallendsten Effect aber übt ein schwacher Druck auf das Wachsthum der Ranken, in sofern hier das Längenwachsthum der nur leise gedrückten Zellen entschieden verlangsamt (zuweilen sistirt) wird, während die Zellen der freien Gegenseite sich kräftig verlängern, wie der Längsschnitt einer um eine dünne Stütze gekrümmten Ranke auf den ersten Blick auch ohne Messung zeigt. In welcher Beziehung der in radialer Richtung wirkende schwache Druck (meist wohl verbunden mit Reibung) auf das Längenwachsthum wirkt, ist jedoch durchaus unbekannt. Ganz ähnliche Erscheinungen zeigen die Haupt- und Nebenwurzeln der Keimpflanzen (z. B. von Zea, Faba, Pisum); lässt man sie in einem feuchten Raum wachsen, und sorgt man

1) Ausführlicheres darüber in einer später erscheinenden Arbeit von Dr. Prantl.

2) Aehnliche Erscheinungen gelang es Prantl künstlich an Knollen von Dahlia hervorzurufen.

für, dass die wachsende Stelle an einer Seite von einem festen Körper z. B. ıer Stecknadel (oder anderen Wurzel) gedrückt wird, so krümmt sich die Wurzel, ıer Ranke ähnlich, um den sie drückenden Körper, indem die berührte Seite ıgsamer als die freie in die Länge wächst. Offenbar in Folge eines ähnlichen nflusses des Druckes auf das Längenwachsthum schmiegen sich die Luftwurzeln r Aroideen und Orchideen an feste Körper dicht an, ihren Unebenheiten genau gend. Aber auch einzellige hläuche, wie Pilzfäden und llenschläuche (Fig. 449) wern durch die Berührung mit ıem anderen (festen) Körper ranlasst, sich ihm dicht anzuımiegen, indem sie an ihm ɲwachsen. In diesem einfachɲn Fall, wo der hydrostatische uck in der Zelle überall derbe ist und die Haut dehnt, nn es nicht zweifelhaft sein, ss der Druck von aussen auf das Wachsthum der Zellhaut, unabhängig von m Turgor, verlangsamend einwirkt, während es an den nicht berührten Stellen ıgehindert fortschreitet.

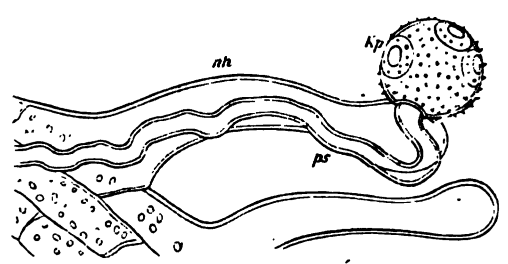


Fig. 449. Keimendes Pollenkorn *Kp* von Campanula rapunculoides; der Pollenschlauch *ps* schmiegt sich dem Narbenhaar *nh* dicht an.

Die mechanischen Vorgänge jedoch, durch welche ein das Organ in radialer chtung treffender Druck das Längenwachsthum desselben auf dieser Seite beıdert, sind unbekannt; vor Allem wird es sich dabei um Entscheidung der age handeln, ob die Druckwirkung unmittelbar die Zellhaut trifft oder etwa rch das Protoplasma [1]) vermittelt wird.

Im Gegensatz zu den bisher betrachteten Wirkungen kommt es aber auch r, dass äusserer Druck Wachsthum an solchen Stellen hervorruft, die ohne das erhaupt nicht wachsen würden. So zeigte Pfeffer [2]), dass gewisse hyaline Oberchenzellen auf beiden flachen Seiten der Brutknospen von Marchantia die higkeit besitzen, zu schlauchförmigen Wurzelhaaren auszuwachsen, wenn sie ıgere Zeit mit ihren Aussenflächen einen festen feuchten Körper berühren, ihrend Berührung mit Wasser keine derartige Wirkung übt. Für gewöhnlich twickeln sich diese Zellen nur dann zu Wurzelhaaren, wenn sie mit ihrer ıssenfläche abwärts gerichtet sind, während die der Oberseite ohne Berührung t einem festen Körper nicht auswachsen; dies ist, wie wir noch weiter unten ıen werden, ein Effect der Schwerkraft, der aber überwunden wird durch die irkung der dauernden leisen Berührung, da durch diese auch auf der Oberseite r Brutknospen die betreffenden Zellen in Wurzelhaare auswachsen. Die Hauorien von Cuscuta und Cassyta und die Saugscheiben auf den Ranken von Amlopsis entstehen, wie schon Mohl hervorhob, nur bei dauernder Berührung der

1) Wäre die Beziehung des Protoplasmas zum Zellhautwachsthum besser bekannt, so ırfte man hier Gewicht auf die Thatsache legen, dass ein auch unbedeutender Druck auf e Haut die Bewegung desselben stört, sistirt und selbst seine Ablösung von der Haut zu 'ege bringt (Hofmeister, Pflanzenzelle, p. 51).

2) Arbeiten des botan. Instituts in Würzburg 1871. Heft I, p. 22.

betreffenden Gewebeoberflächen mit einem festen Körper, was von Pfeffer durch neue Experimente (l. c. p. 96) bestätigt wurde. In diesen Fällen wird durch die Berührung oder leichten Druck auf die betreffende Stelle des Organs ein mit Zellentheilungen und Gewebsdifferenzirung verbundenes Wachsthum hervorgerufen, welches ohne die Berührung durchaus nicht stattfinden würde, und die so gebildeten Haustorien und Haftscheiben sind geradezu unentbehrlich für das Leben der betreffenden Pflanzen; denn durch die Haustorien, welche in das Gewebe der Nährpflanzen eindringen, ernährt sich ausschliesslich die Cuscuta und durch die Bildung der Haftscheiben an den Ranken wird es dem wilden Wein möglich, an Wänden emporzuklettern; finden die Ranken keine festen Körper, an welchen sie mit ihren Haftscheiben anwachsen können, so vertrockenen sie und fallen ab, während die mit Haftscheiben versehenen später in die Dicke wachsen und verholzen.

4) Die das Wachsthum hindernde Wirkung eines von aussen her auf die Zellen geübten Druckes macht sich in sehr auffallender Weise in der Bildung der Jahrringe des Holzes geltend. Schon in den ersten Auflagen dieses Buches[1]) machte ich darauf aufmerksam, dass der grössere radiale Durchmesser der Holzzellen im Frühjahrstheil, der geringere radiale Durchmesser in den Herbstlagen des Jahrringes möglicherweise auf dem veränderlichen Druck beruhen können, den das Cambium und Holz von der umgebenden Rinde erfährt, da dieser Druck im Frühjahr, wie oben gezeigt, geringer ist und sich im Sommer immer mehr steigert. Diese Vermuthung hat eine vollständige Bestätigung durch die neueren Untersuchungen von Hugo de Vries[2]) gefunden. An 2—3jährigen Aesten erhöhte er im Frühjahr den Rindendruck durch feste Umwickelung einzelner Stellen mit Bindfaden. »Die Untertersuchung ergab in allen Fällen, erstens, dass die absolute Dicke des Jahresringes unter der Ligatur geringer war als die mittlere Dicke des nämlichen Jahresringes in einiger Entfernung ober- und unterhalb der Versuchsstelle. An mehreren Zweigen war der Unterschied so beträchtlich, dass die Versuchsstelle schon dem blossen Auge bedeutend dünner erschien, welcher Eindruck noch dadurch verstärkt wurde, dass sich an beiden Enden der Ligatur Holzwülste gebildet hatten. Zweitens war die absolute Dicke der Herbstholzschicht (bis Mitte August, wo das Dickenwachsthum der beobachteten Arten aufhört) in der Versuchsstelle immer grösser, meist beträchtlich grösser als die normale Dicke. Das Herbstholz dieser Stelle war bei den untersuchten Arten (Acer Pseudoplatanus, Salix cinerea, Populus alba, Pavia sp.) aus in radialer Richtung abgeplatteten Libriformfasern gebildet, zwischen denen sich eine geringere Anzahl von Gefässen zeigte als im normalen Holz; es war also dem normalen Herbstholz gleich zusammengesetzt. Das normale Herbstholz von Ailanthus glandulosa besteht fast nur aus in radialer Richtung abgeplatteten Holzparenchymzellen; das Herbstholz unter einer im Mai gemachten Ligatur, war aber aus einer dickeren Schicht abgeplatteter Libriformfasern gebildet, zwischen denen nur wenige Gefässe sichtbar waren. — Diese Resultate zeigen, dass unter erhöhtem Druck die Bildung des Herbstholzes schon zu einer Zeit anfängt, wo unter normalem Druck noch weitzelliges Holzgewebe entsteht.

Eine Verminderung des Druckes bekommt man dadurch, dass man das Bastgewebe durch radiale Einschnitte in mehrere Theile (der Länge nach) spaltet. Die so entstehenden Baststreifen ziehen sich in tangentialer Richtung etwas zusammen, da ihre Spannung aufgehoben wird. — In der Nähe der Einschnitte wird der Druck des Bastes ganz aufgehoben, in der Mitte zwischen zwei neben einander liegenden Einschnitten bleibt aber immer noch ein ziemlich bedeutender Druck. — Die den Wunden am nächsten entstehenden neuen

---

1) Erste Aufl. p. 409, zweite Aufl. p. 541.

2) H. de Vries, Flora 1872. No. 16.

Gewebepartien weichen in ihrer Zusammensetzung meist beträchtlich von dem gewöhnlichen Bau des untersuchten Holzes ab. In den (von den Einschnitten) entfernteren Theilen des Cambiums und später auch ausserhalb dieser abweichenden Gewebepartien entsteht dagegen eine Holzschicht, welche dem gewöhnlichen Holze ähnlich gebildet ist. Nur dieses letztere Gewebe ist das jetzt zu betrachtende, unter künstlich vermindertem Druck entstandene Holz.« — Die Einschnitte wurden an 2—3jährigen Zweigen, meist 3 Ctm. lang, zu je 4—6 am Umfang, Mitte Juni und Mitte Juli gemacht, also nachdem die Bildung des normalen Herbstholzes bei den betreffenden Arten schon angefangen hatte. »Der Einfluss der Verminderung des Druckes zeigte sich, nachdem die Zweige Mitte August abgeschnitten waren, zunächst darin, dass sie in den Versuchsstellen meist beträchtlich stärker in die Dicke gewachsen waren, als oberhalb und unterhalb derselben. Auf den Querschnitten war die Dicke des Jahrringes aber in der Nähe der Einschnitte am grössten und nahm von da bis zur Mitte zwischen zwei Einschnitten stetig ab. Die nach dem Anfange des Versuchs gebildete Holzschicht war an ersteren Stellen oft mehr als zweimal dicker als an letzteren Stellen.« Für das genauere Studium wurden nur solche Stücke benutzt,' bei denen schon vor dem Einschneiden eine Schicht deutlich abgeplatteter Libriformfasern von Herbstholz entstanden war. »In allen Fällen (Acer Pseudoplatanus, Salix cinerea, Populus alba, Pavia sp.), aber besteht das ausserhalb dieser Herbstholzschicht, also alles nach der Verminderung des Druckes gebildete Holz aus Libriformfasern, welche in radialer Richtung gar nicht abgeplattet sind, sondern einen gleichen oder etwas grösseren Durchmesser besitzen, als die Fasern in der Mitte der normalen Jahrringe, auch sind in diesem Holz die Gefässe gleich häufig, oder sogar häufiger als im normalen Holz. Zu der Zeit also, wo in den normalen Theilen der Aeste Herbstholz gebildet wird, entsteht unter künstlich vermindertem Druck ein Holzgewebe, das dem gewöhnlichen, im mittleren Theil des Jahresringes befindlichen Holze in seiner Zusammensetzung entspricht. Für die normale Ausbildung des Herbstholzes ist also ein wahrscheinlich beträchtlicher Druck der Rinde und des Bastes auf das Cambium und das junge Holz nöthig.«

Durch diese Erfahrungen finden nun auch die alten Versuche (1801) Knight's ihre Erklärung. Er befestigte junge Apfelbäume von ungefähr 1 Zoll Stammdurchmesser so, dass ihr unterer, 3 Fuss hoher Theil unbeweglich wurde, während der obere Stammtheil mit der Krone sich unter dem Druck des Windes beugen konnte. Während der Vegetationszeit nun nahmen die oberen, beweglichen Stammtheile beträchtlich, die unteren, unbeweglichen nur wenig an Dicke zu. Es ist dies leicht erklärlich, wenn man beachtet, dass durch die Hin- und Herbiegungen der oberen Stammtheile unter dem Wind die Rinde jedesmal auf der convexen Seite gedehnt und so gelockert werden müsste, dass also der Druck der Rinde an diesen Stellen immer etwas geringer war als an den unteren und unbeweglichen Partien der Bäumchen. Diese Deutung wird noch ganz besonders dadurch bestätigt, dass bei einem der Bäumchen, welches sich unter dem Winde ausschliesslich nach Nord und Süd bewegen konnte, der Durchmesser des Holzes in dieser Richtung so zunahm, dass er sich zu dem ostwestlichen wie 13 : 11 verhielt. Es liegt auf der Hand, dass die hier angegebene Erklärung viel näher liegt als die von Knight selbst, der die Saftbewegung im Holz durch die vom Wind veranlassten Schwankungen des Stammes begünstigt sein lässt.

Die grosse Begünstigung des Dickenwachsthums der Bäume durch Verminderung des Rindendruckes auf das Cambium wird übrigens längst in der Gartencultur ausgenutzt[1], indem man jüngeren Culturbäumen im Sommer die Stammrinde von oben bis unten aufschlitzt, worauf an den Rändern des Einschnitts Holzwülste hervorwachsen, welche die Wunde bald schliessen. Der Nutzen dieses Verfahrens wird darin bestehen, dass durch die raschere Dickenzunahme des Holzkörpers die Wasserleitung zu den Blättern eine ausgie-

1) Da dieses Verfahren, wie es scheint, nicht überall bekannt ist, so führe ich an, dass ich es durch Prof. Krutzsch in Tharand kennen lernte und von ihm selbst anwenden sah.

[illegible]
[illegible] V
[illegible] begi
[illegible] die Zellt
[illegible] Gewebeschichten zu verschiedener Zeit ge
[illegible] Wachsthum der Zellen [illegible] endlich.
[illegible] Grösse und Form erreicht haben; das Wachsthum erli
[illegible] mehrere hundertmal grö
[illegible] Entstehung unter dem Vegetationspunkt. Bei bereits hinre
[illegible] Wurzeln, Stengeln und Blättern hat man also drei Reg
[illegible] 1) den Vegetationspunkt, wo vorwiegend neue Zelle
Volumenzunahme gebildet werden; 2) die vorwiegend an Volun
stehen, wo keine Zelltheilung oder nur in untergeordneter Weise
den in Streckung begriffenen Theil; endlich 3) die älteren nicht m
nicht mehr in die Länge wachsenden, d. h. ausgewachsenen The
Hört das Wachsthum am Vegetationspunkt, wie bei den Blättern g
auf, so wachsen sämmtliche Zellen fort, bis das Ganze ausgewach
der Stengel, wie gewöhnlich an seinem fortwachsenden Ende, z
dicht übereinander, so ist die ganze vorwiegend mit Zelltheilun
Region desselben von jungen Blättern umhüllt, die ebenfalls noch
den Zellen bestehen; sobald diese jedoch in das zweite Entwi
treten und sich zu strecken beginnen, schlagen sie sich auswärts
Stamm überhaupt ein kräftiges Längenwachsthum erfährt und
nodien bildet (was ja nicht immer vorkommt), so beginnt die St
jenigen Stellen desselben, welche die in Streckung übergehender
ältere ausgewachsene Blätter sitzen auch gewöhnlich an ausgew
nodien. Sind diese letzteren von einander scharf abgegliedert, wi
verticillirter Blattstellung und bei scheidiger Ausbildung der Blat
so bildet jedes eben aus dem Knospenzustand hervortretende Inter

szustände von unten nach oben fortschreitend unterscheidet, und zwar kann
in zweifacher Weise stattfinden; indem sich entweder die oberste oder die
ste Partie jedes Internodiums längere Zeit in einem Iugendzustand erhält,
end die untersten, resp. die oberen bereits völlig ausgewachsen sind. Am
n Ende des Internodiums sind solche längere Zeit in einem (mit lebhafter
eilung verbundenen) Iugendzustand verharrende Querzonen seltener (z. B.
haseolus); häufiger kommen sie an der Basis der Internodien vor, zumal
diese von einer dicht anliegenden Blattscheide oder einer Zwiebel umhüllt
ɔ z. B. bei den Equiseten (bes. E. hiemale), den Umbelliferen, den aus Zwie-
hervorwachsenden Blüthenschäften des Liliaceen, den Halmen der Gräser
Sind die Internodien nicht scharf abgegliedert, was besonders bei klein-
igen Stengeln und Blüthenstengeln von Dicotylen der Fall ist, dann gehen
erschiedenen Wachsthumszustände, wie sie oben angedeutet wurden, am
el ohne Unterbrechung in einander über; letzteres ist immer der Fall bei
Wurzeln. Wachsen Blätter, aus dem Knospenzustand hervorgetreten, längere
ort, so können sie sich ähnlich verhalten wie Stengel oder wie Seitenzweige
auptsprossen, indem die Basalportion des Stiels bereits ausgewachseu ist,
end die höheren Theile in acropetaler Ordnung jüngere, minder ausgebildete
nde repräsentiren, bis die Zellbildung an der Spitze endlich erlischt und alle
e völlig auswachsen; so ist es in besonders ausgezeichneter Weise bei den
n, weniger auffallend bei den gefiederten Blättern der Papilionaceen, oder
ertheilten der Araliaceen; sehr häufig aber dauert die Thätigkeit des Vegeta-
unktes der Blätter nur kurze Zeit, das Gewebe derselben wächst aus,
end an der Basis des Blattes die Zelltheilungen noch fortdauern und von hier
ır Spitze alle Uebergänge der Wachsthumszustände zu finden sind; so z. B.
en langen, aus Zwiebeln hervortretenden Blättern der Liliaceen und ver-
lten Monocotylen.

Ist in der angedeuteten Weise an der Basis eines Internodiums oder eines
s eine zellenbildende Zone vorhanden, oberhalb welcher mehr ausgebildetes
be liegt, so verhält sich das bereits weiter ausgebildete Organ ähnlich, als
ese Zone ein Vegetationspunkt wäre, von welchem aus nach dem Scheitel
ie Wachsthumszustände so geordnet sind, wie sonst in umgekehrter Ordnung;
kann daher solche, zwischen fertigen Gewebepartien eingeschaltete Regionen
tercalare oder eingeschaltete Vegetationszonen bezeichnen. Das Wachsthum
etreffenden Internodiums oder Blattes wird dann als basipetal bezeichnet,
egensatz zu dem basifugalen, wo der Vegetationspunkt am freien Ende des-
els oder am oberen Ende des Internodiums oder Blattes liegt.

e nach der Gunst der äusseren Wachsthumsbedingungen, der Temperatur,
erzufuhr, der Beleuchtung verlaufen nun diese Veränderungen mehr oder
er rasch, mehr oder minder gleichförmig; jede junge, im Vegetationspunkt
ndene Zelle nimmt um so rascher an Volumen und Ausbildung ihrer einzelnen
e zu, je günstiger diese Bedingungen sind. Beobachtet man aber die aus dem
enzustand eben hervorgetretenen Organe bei möglichst constanten äusseren
gungen, so zeigt sich, dass die von der fortschreitenden Ausbildung der
ı abhängige Verlängerung (und wohl auch Verdickung) des Organs keines-
gleichmässig fortschreitet; das wachsende, d. h. in Streckung begriffene
einer Wurzel, eines Internodiums oder Blattes verlängert sich in aufein-

anderfolgenden gleichen Zeiten nicht um gleiche Zuwachse, dasselbe gil ganzen aus vielen Internodien bestehenden Stengeln und sogar von jeder no kleinen Querzone eines längswachsenden Organes. Es zeigt sich nämlich, das Wachsthum jedes Theils erst langsam beginnt, immer rascher wird, e ein Maximum der Geschwindigkeit erreicht, worauf die Verlängerung langsamer wird und endlich erlischt, wenn das betreffende Organ fertig gebildet ist.

Bedeutet daher $Z_1, Z_2 \ldots . Z_n$ aufeinanderfolgende gleiche Zeiten, u $V_2, \ldots . V_n$ die während desselben eingetretenen Verlängerungen, so läs allgemein sagen:

$$\text{für } Z_1 \quad Z_2 \quad Z_3 \quad Z_4 \quad Z_5 \quad Z_6 \quad Z_7$$
$$\text{ist } V_1 < V_2 < V_3 < V_4 > V_5 > V_6 > \text{Null.}$$

Diese Regel gilt für einzelne Querzonen von Wurzeln, Internodien und Bl wie für ganze Wurzeln, Internodien und Blätter, und für ganze Stengel vo ginn ihres Entstehens bis zu dem Zeitpunkt völliger Ausbildung. Ich habe Verlauf des Wachsthums als die grosse Periode[1]) bezeichnet oder auch grosse Curve desselben, da es sofort einleuchtet, dass man, wenn man die $V_1, V_2 \ldots . V_n$ als Ordinaten auf einer Zeitabscisse verzeichnet, ma Curve erhält, die von der Abscisse aus erst steigt, einen Gipfel erreicht un wieder bis zur Abscisse fällt.

Folgende Beispiele mögen das Gesagte veranschaulichen:

Köppen[2]) fand bei nahezu gleicher Mitteltemperarur die in je 24 S erreichten Verlängerungen

der Wurzeln[3]) von Lupinus albus

in den ersten drei Tagen	Verlängerung.	Mitteltemperatur.
pro Tag	10 mm. . . .	bei 17,2 °C.
am vierten Tag	18 -	- 16,6 -
- fünften -	44 -	- 17,1 -
- sechsten -	32,6 -	- 16,9 -
- siebenten -	27,9 -	- 17,1 -
- achten -	28,0 -	- 16,4 -

Bei dem aus der Zwiebel herauswachsenden Internodium des Blüthensch von Fritillaria imperialis fand ich folgende binnen 24 Stunden erreichte längerungen[4]):

---

1) Grosse Periode im Gegensatz zu den in kürzeren Zeiten auftretenden period Schwankungen des Wachsthums, die, wenn sie graphisch verzeichnet werden, als kl Aus- und Einbuchtungen auf der grossen Curve erscheinen.

2) Köppen l. c. p. 48, ich habe die täglichen Zuwachse aus den Längen seiner Ta berechnet.

3) D. h. Wurzeln sammt hypocotylem Stamm.

4) Einige Unregelmässigkeiten im Gang des Wachsthums erklären sich aus der rären Beschleunigung des Wachsthums bei dem Begiessen der Erde, vergl. Arb. des b Inst. in Würzb. II, p. 129 u. s. die Curve auf Taf. I.

Tag.	Bei der normalen Pflanze am Licht.	Bei einer étiolirten Pflanze im Finsteren.	Tägliche Mitteltemperatur nach ⁰ C.
20. März	2,0 mm.		10,6
21. -	5,3 -		10,5
22. -	6,1 -		11,4
23. -	6,8 -		12,2
24. -	9,3 -	7,5 mm.	13,4
25. -	13,4 -	12,5 -	13,9
26. -	12,2 -	12,5 -	14,6
27. -	8,5 -	11,5 -	15,0
28. -	10,6 -	14,2 -	14,3
29. -	10,3 -	12,6 -	12,4
30. -	6,3 -	15,9 -	12,0
31. -	4,7 -	16,6 -	11,2
1. April	5,8 -	18,2 -	10,7
2. -	4,4 -	15,5 -	10,2
3. -	3,8 -	14,0 -	9,4
4. -	2,0 -	13,8 -	10,6
5. -	1,2 -	11,9 -	10,7
6. -	0,7 -	8,8 -	11,0
7. -	0,0 -	4,4 -	11,0
8. -		2,1 -	11,2
9. -		0,6 -	11,5
10. -		0,0 -	12,5

Ein Internodium vom Humulus Lupulus ergab:

Tag.	Verlängerung in 24 Stunden.	Tägliche Mitteltemperatur nach ⁰ C.
22. April	19,0 mm.	14,9
23. -	25,0 -	14,5
24. -	26,0 -	14,3
25. -	17,2 -	13,9
26. -	4,8 -	14,1

Harting fand, dass ein Hopfenstengel (aus zahlreichen Internodien bestehend), am 15. Mai 492 mm. lang war, bis Ende August die Länge von 7,263 Meter ichte und zwar vertheilt sich dieser Zuwachs folgendermassen auf die Monate:

0,492 Meter	auf den April.
2,230 -	- - Mai.
2,722 -	- - Juni.
1,767 -	- - Juli.
0,052 -	- - August.

Diese und zahlreiche andere Beobachtungen zeigen, dass die grosse Wachs-nsperiode selbst dann noch hervortritt, wenn der Gang der Temperaturänder-en ihr entgegen wirkt, d. h. wenn die Temperatur steigt, während das Wachs-m aus inneren Ursachen sinkt und umgekehrt. Durch starke Temperatur-

änderungen kann freilich der Verlauf des Wachsthums so modificirt werden, dass man aus den Messungen unmittelbar den Verlauf der grossen Periode nicht mehr erkennt.

Um die grosse Periode eines Querschnittes aus dem wachsenden Theil einer Wurzel, eines Internodiums oder Blattstiels kennen zu lernen, genügt es, an der Stelle, wo die Streckung beginnt, durch zwei feine Tuschstriche eine Querscheibe des Organs zu bezeichnen und die tägliche (oder auch halbtägliche) Verlängerung dieses Stückes zu messen, bis sein Wachsthum aufhört.

So fand ich an einer ursprünglich 1 mm. langen Querscheibe oberhalb des Vegetationspunktes der in feuchter Luft wachsenden Keimwurzel von Vicia Faba bei einer täglich wiederkehrenden Temperaturschwankung von 18–21,5°C., folgende Veränderungen in je 24 Stunden:

am	1.	Tag . . .	1,8 mm.	Zuwachs.
-	2.	- . . .	3,7 -	-
-	3.	- . . .	17,5 -	-
-	4.	- . . .	16,5 -	-
-	5.	- . . .	17,0 -	-
-	6.	- . . .	14,5 -	-
-	7.	- . . .	7,0 -	-
-	8.	- . . .	0,0 -	-

Ebenso fand ich, dass eine unterhalb der beiden ersten Laubblätter markirte, anfangs 3,5 mm. lange Querzone des ersten Internodiums von Phaseolus multiflorus bei täglich zwischen 10,2—11,0° R. schwankender Temperatur in je 24 Stunden folgende Zuwachse zeigte:

am	1.	Tag . . .	1,2 mm.
-	2.	- . . .	1,5 -
-	3.	- . . .	2,5 -
-	4.	- . . .	5,5 -
-	5.	- . . .	7,0 -
-	6.	- . . .	9,0 -
-	7.	- . . .	14,0 -
-	8.	- . . .	10,0 -
-	9.	- . . .	7,0 -
-	10.	- . . .	2,0 -

Da nun jedes in die Länge wachsende Organ aus Querzonen verschiedenen Alters besteht, die nach und nach aus dem Urmeristem des Vegetationspunktes (oder einer intercalaren Vegetationszone) hervortreten, so müssen die einzelnen über einander liegenden Querzonen eines Internodiums oder einer Wurzel, die man durch Querstriche markirt hat, in gleichen Zeiten verschiedene Wachsthumszustände zeigen; während die dem Vegetationspunkt nächste Zone erst zu wachsen beginnt, ist die folgende schon in einer späteren Phase ihrer grossen Periode, eine entferntere wird um diese Zeit gerade das Maximum der Wachsthumsgeschwindigkeit erreicht haben, während noch entferntere schon langsam zu wachsen beginnen und endlich eine noch weiter rückwärts liegende so eben zu wachsen aufhört, oder mit anderen Worten, eine Anzahl von Querzonen hinter dem zellenbildenden

Vegetationspunkt befindet sich in der aufsteigenden Phase, die weiter rückwärts liegenden in der absteigenden Phase ihrer grossen Perioden, oder endlich, jede Querzone befindet sich in einer um so späteren Phase ihrer Wachsthumsperiode je weiter sie vom Vegetationspunkt entfernt ist. Bezeichnet man also die über einander liegenden gleichen Querscheiben eines längs wachsenden Organs mit I, II, III . . . . die bei jeder einzelnen zur selben Zeit beobachteten Zuwachse mit V_1, V_2, V_3 . . . . so ist für

$$\begin{matrix} I & II & III & IV & V & VI & VII & VIII \\ V_1 < & V_2 < & V_3 < & V_4 > & V_5 > & V_6 > & V_7 > & \text{Null.} \end{matrix}$$

Es befindet sich also an dem Organ eine Stelle, welche ein Maximum der Wachsthumsgeschwindigkeit zeigt. So fand ich z. B. an dem ersten Internodium von Phaseolus multiflorus, welches in 12 Stücke von je 3,5 mm. Länge abgetheilt war, in den ersten 40 Stunden:

No. der Querzone	Zuwachs.
oben I	2,0 mm.
II	2,5 -
III	4,5 -
IV	6,5 -
V	5,5 -
VI	3,0 -
VII	1,8 -
VIII	1,0 -
IX	1,0 -
X	0,5 -
XI	0,5 -
unten XII	0,5 -

Das Maximum der Wachsthumsgeschwindigkeit lag hier also in der IV. Querzone, welche ursprünglich um $3 \times 3{,}5 = 10{,}5$ mm. von dem oberen Ende des Internodiums entfernt lag. Da bei den Stengeln gewöhnlich mehrere über einander stehende Internodien zugleich wachsen, und je nach Umständen, in dem 2., 3., 4., 5. Internodium unter der Knospe soeben das Maximum der Wachsthumsgeschwindigkeit sich befindet, so ist der Ort des schnellsten Wachsthums weit von der Stengelspitze entfernt, besonders dann, wenn die Internodien grosse Länge erreichen und mehrere zugleich wachsen. Bei den Wurzeln dagegen findet man das Maximum der Wachsthumsgeschwindigkeit viel näher am Vegetationspunkt, meist nur wenige Millimeter davon entfernt, dem entsprechend ist das überhaupt wachsende Stück hinter der Spitze einer Wurzel nur mehrere Millimeter lang, während es bei langgliedrigen Stengeln viele Centimeter lang zu sein pflegt. Denkt man sich daher eine Wurzel und einen langgliederigen Stengel von dem resp. Vegetationspunkt ausgehend in gleiche Querzonen, z. B. von 1 mm. Länge getheilt, so ist zwar das Wachsthumsgesetz, wie es unser obiger allgemeiner Ausdruck andeutet, in beiden dasselbe, aber insofern verschieden, als bei dem Stengel die Zahl der gleichzeitig wachsenden Querzonen eine viel grössere ist als bei der Wurzel, was daher rührt, dass bei der letzteren jede

Querzone ihre Wachsthumsperiode rascher vollendet[1]), ihre Wachsthumscurve in kürzerem und steilerem Bogen darstellt.

So fand ich z. B. bei einer Keimwurzel von **Vicia Faba**, welche in feuchter Luft wuchs, und vom Vegetationspunkt aus in Querscheiben von je 1 mm. Länge getheilt war, in den ersten 24 Stunden folgende Zuwachse bei 20,5 °C.:

No. der Querscheibe	
oben X	0,1 mm.
IX	0,2 -
VIII	0,3 -
VII	0,5 -
VI	1,3 -
V	1,6 -
IV	3,5 -
III	8,2 -
II	5,8 -
Spitze I	1,5 -

Hier lag also die dritte Querscheibe, wo das Maximum des Zuwachses stattfand, anfangs nur um $2 \times 1 = 2$ mm. von der Spitze entfernt.

Es leuchtet ein, dass, wenn man ein Organ vom Vegetationspunkt aus in gleiche Querzonen von geringer Länge eintheilt, jede derselben im Allgemeinen um so mehr Zellen enthalten wird, je näher sie dem Vegetationspunkt liegt, da ja die Zellen in dem Moment der Eintheilung bereits um so länger sind, je weiter sie von der Spitze abliegen. Von dem Punkt jedoch, wo das Wachsthum eben aufhört, wird bei einem gleichmässig gebauten Organ, die Zellenzahl der auf einanderfolgenden Querzonen die gleiche sein. Bezeichnet daher I II III . . . wieder die Querscheiben, $n_1, n_2, n_3, \ldots n_n$ die Zahl der Zellen in denselben, so ist

$$\begin{array}{cccccccc} I & II & III & IV & V & VI & VII & VIII \\ n_1 > & n_2 > & n_3 > & n_4 > & n_5 > & n_6 > & n_7 = & n_8. \end{array}$$

Allein die verschiedene Zellenzahl der beobachteten Querscheiben ist keineswegs die Ursache der verschiedenen Wachsthumsgeschwindigkeit, welche in ihnen herrscht, wie man sofort bemerkt, wenn man beachtet, dass von der Spitze aus die Zellenzahl innerhalb der wachsenden Region stetig abnimmt, während die Wachsthumsgeschwindigkeit erst zu–, dann aber abnimmt, was sich nach den oben gebrauchten Zeichen so ausdrücken lässt:

$$\begin{array}{cccccccc} I & II & III & IV & V & VI & VII & VIII \\ n_1 > & n_2 > & n_3 > & n_4 > & n_5 > & n_6 > & n_7 = & n_8 \\ V_1 < & V_2 < & V_3 < & V_4 < & V_5 > & V_6 > & V_7 > & \text{Null}. \end{array}$$

Wäre es möglich, einen Vaucherienschlauch oder ein Wurzelhaar von Marchantia u. dgl. einzellige Organe in ähnlicher Weise durch Marken in kleine Querzonen abzutheilen, so ist kaum zweifelhaft (wie man aus anderen von dem Wachsthum abhängigen Umständen schliessen darf), dass man dann an der einzelnen mit Spitzenwachsthum begabten Zelle, dasselbe Gesetz für die Vertheilung der Wachsthumsgeschwindigkeit finden würde. Da man an Wurzeln und Stengeln

1) Woraus aber keineswegs folgt, dass die Wurzel rascher wächst, d. h. in gleichen *Zeiten grössere* Längen erreicht als der Stengel.

dasselbe findet, mag man die Querzone 1 oder 2 mm., oder bei Stengeln selbst 1—2 ctm. lang wählen, so ist zu erwarten, dass unsere Formel auch dann noch gelten würde, wenn wir die Querzonen nur 0,1 oder 0,01 mm. oder selbst 0,001 mm. lang machen und messen könnten. Man würde mit anderen Worten finden, dass das Gesetz der grossen Periode für jedes einzelne kleinste Flächenstück der Haut einer jungen Zelle Geltung hat.

Bezeichnet man als Wachsthumsenergie einer Querzone die Fähigkeit derselben, überhaupt eine bestimmte Länge zu erreichen, so wird eine Querzone, welche bis zum Aufhören ihres Wachsens die Länge von 10 mm. erreicht, eine geringere Energie besitzen als eine solche, welche erst mit der Länge von 100 mm. zu wachsen aufhört. So zeigen uns z. B. die auf einander folgenden Internodien der meisten Stengel, von denen jedes einmal 1 mm. lang war, dass sie im fertigen Zustand doch sehr verschiedene Längen besitzen: die zuerst entstandenen Internodien sind kurz, die folgenden länger, dann folgt ein längstes, auf welches gegen die Spitze hin wieder kürzere und kürzere folgen. Bezeichnen wir mit e_1, e_2, e_3 . . . die Energien des Wachsthums der Internodien I, II, III . . ., so erhalten wir also auch hier wieder

$$\begin{matrix} \text{I} & \text{II} & \text{III} & \text{IV} & \text{V} & \text{VI} & \text{VII} & \text{VIII} \\ e_1 < & e_2 < & e_3 < & e_4 > & e_5 > & e_6 > & e_7 > & e_8 \end{matrix}$$

Neben dieser Erstarkung und Abnahme der Energien der Theile eines vielgliederigen Stengels geht meist ein ähnliches Grössenverhältniss seiner Blätter einher, indem die unteren kleine, dann grössere Blätter bilden; es giebt ein grösstes Blatt (oder einen Wirtel grösster Blätter) an einem Stengel, auf welche dann wieder abnehmend kleinere zu folgen pflegen [1]). Auch die Nebenwurzeln, welche aus derselben Hauptwurzel einer Keimpflanze entspringen, zeigen ein ähnliches Verhalten, in dem die ersten Nebenwurzeln geringere Länge erreichen als die folgenden, auf welche dann in absteigender Reihe immer kürzer bleibende Nebenwurzeln folgen; ein ähnliches Verhalten zeigen aber auch die Seitenzweige einjähriger Stengel, sowie der Bäume, überhaupt die entschieden monopodial entwickelten Verzweigungssysteme.

Mir ist wahrscheinlich, dass man bei Untersuchung der Querscheiben einer Wurzel, eines Stengels oder Blattes ebenfalls finden würde, dass die Energie des Wachsthums der aufeinanderfolgenden Querscheiben erst zunimmt, ein Maximum erreicht und dann abnimmt. Auch könnten die Zellen in der Querscheibe, in welcher das Maximum der Wachsthumsenergie herrscht, am grössten, ihre Zahl also am kleinsten sein. Dieser Vermuthung entsprechen die Messungen Sanio's [2]) an den Holzzellen von Pinus silvestris, indem er findet, die endliche constante Grösse der Holzzellen ändert sich im Stamme in der Weise ab, dass sie stetig von unten nach oben zunimmt, in bestimmter Höhe ihr Maximum erreicht und dann nach dem Wipfel zu wieder abnimmt; ähnlich verhalten sich die Aeste.

1) Dieses Verhalten ist noch zu wenig untersucht; bei manchen Stengeln, zumal kriechenden, bleibt, wenn eine bestimmte Blattgrösse erreicht ist, diese bei einer langen Blattreihe constant, bevor die Abnahme eintritt.

2) Jahrb. f. wiss. Bot. 1872. Bd. VIII, p. 402; ich verstehe unter »constanter« Grösse der Holzzellen die, welche sie in den späteren Jahrgängen besitzen, nachdem sie in den inneren nach und nach zugenommen haben, bis in den folgenden Jahrringen ihre Grösse constant bleibt.

Dürfte man nun jeder einzelnen Querzone eines Organs eine besondere Wachsthumsenergie zuschreiben, so wird es begreiflich, wie bei der Thatsache, dass jede Querzone ihre eigene Zuwachsperiode besitzt, auch das ganze Organ selbst eine grosse Periode erkennen lässt, indem die in den aufeinander folgenden Querzonen erreichten Maxima der Wachsthumsgeschwindigkeit erst steigen, dann fallen, und indem auch die Wachsthumsdauer der Querzone wahrscheinlich erst zu-, dann abnimmt, so dass sich bei den Messungen des ganzen Organs anfangs nur wenige und geringe Partialzuwachse, später mehr und grössere summiren, bis endlich die Gesammtzuwachse wieder abnehmen, weil die Zahl der gleichzeitig wachsenden Querscheiben und ihre Wachsthumsenergie wieder kleiner wird. Die weitere Forschung wird zeigen, ob diese allerdings nahe liegende Vermuthung sich bestätigt.

Vergleicht man die aufeinander folgenden Verlängerungen eines Internodiums, Stengels oder Blattes in kurzen Zeiträumen, z. B. in halben oder ganzen Stunden, so findet man ganz gewöhnlich, dass die Zuwachse nicht stetig fortschreitend grösser und dann kleiner werden, sondern dass sie sprungweise fortschreiten, indem auf grosse Zuwachse kleine, auf diese wieder grosse folgen; wenn man aus ihnen unmittelbar die grosse Curve construirt, so steigt dieselbe nicht in Form eines einfachen Bogens auf und ab, sondern zeigt zahlreiche kleine Zacken, die sich jedoch ausgleichen, wenn man die aus z. B. stündlichen Beobachtungen gewonnenen Zuwachse zu dreistündigen oder mehrstündigen summirt. Ich bezeichne diese Wachsthumserscheinung als die stossweisen Aenderungen [1]) des Wachsthums. Sie scheinen dadurch veranlasst zu werden, dass die Pflanze von beständigen kleinen Veränderungen der Temperatur, des Luftwechsels, der Bodenfeuchtigkeit und der Beleuchtung afficirt wird, Umständen, welche die Turgescenz der wachsenden Zellen, ihre Dehnbarkeit und Elasticität verändern. Ich schliesse dies aus der Beobachtung, dass die stossweisen Aenderungen des Wachsthums um so geringer werden, je mehr die Pflanze vor jedem Wechsel äusserer Umstände geschützt wird. Doch könnte auch ruckweise partielle Ausgleichungen der Gewebespannungen mitwirken.

§ 18. Periodicität des Längenwachsthums, veranlasst durch den Wechsel von Tag und Nacht. Für die Pflanze bedeuten Tag und Nacht verschiedene Combinationen ihrer Lebens-, speciell ihrer Wachsthumsbedingungen. Tag und Nacht sind nicht nur durch das Vorhandensein und den Mangel des Sonnenlichtes, sondern in Folge dessen auch durch höhere und niedere Temperatur verschieden, was seinerseits wieder Verschiedenheiten der Luftfeuchtigkeit bedingt. Abgesehen von besonderen meteorologischen Ereignissen, sinkt täglich mit dem niedriger werdenden Stand der Sonne bis zum Sonnenaufgang des nächsten Tages die Temperatur, die der Luft rasch, die des Bodens langsamer: bei Sonnenuntergang ist das Sinken ein plötzlicheres, wie nach Sonnenaufgang auch umgekehrt das Steigen. Im Allgemeinen nähert sich die Atmosphäre bei sinkender Temperatur dem Sättigungszustand ihres Wassergehalts, d. h. die psychrometrische Differenz wird kleiner, wie umgekehrt dieselbe bei steigender

[1]) Ausführlicheres darüber bei Reinke, Verhandl. des botan. Vereins für die Provinz Brandenburg. Jahrg. VII. und Sachs, Arb. des bot. Instit. Heft II. p. 103.

Temperatur grösser wird. Diese im Grossen und Ganzen täglich wiederkehrenden Veränderungen wirken jedoch in verschiedenem ja im entgegengesetztem Sinne auf das Wachsthum der Pflanze: die zunehmende Lichtintensität nach Sonnenaufgang wirkt an sich verlangsamend auf das Längenwachsthum, die zunehmende Tageswärme aber beschleunigend, so lange die übrigen Bedingungen des Wachsthums gleich bleiben; allein die durch die zunehmende Lufttemperatur bewirkte Steigerung der psychrometrischen Differenz bewirkt auch eine Steigerung der Transpiration, wodurch leicht eine Verminderung des Turgors der Gewebe herbeigeführt wird, die ihrerseits das Wachsthum verlangsamt.

Es kommt darauf an, welche von diesen schwankenden Ursachen auf das Wachsthum stärker einwirkt; darnach wird es sich richten, ob die Wachsthumsgeschwindigkeit der Pflanze am Tage grösser oder kleiner ist als in der Nacht. Bei einem trüben, aber warmen und feuchten Tag wird das schwache Licht nur wenig retardirend, die Temperatur aber und die grössere Feuchtigkeit stark beschleunigend auf das Wachstnum wirken; das Wachsthum kann unter diesen Umständen grösser sein, als in der darauf folgenden Nacht (gleiche Zeiträume verglichen), wo zwar tiefe Finsterniss das Wachsthum beschleunigt, aber geringere Temperatur es weniger begünstigt. Das Verhältniss könnte sich aber auch umkehren, d. h. die Pflanze am Tage langsamer wachsen als Nachts, wenn bei geringer Veränderung der Temperatur und Luftfeuchtigkeit zwischen den dunklen Nächten sehr helle Tage liegen, wo das intensive Licht das Tageswachsthum stärker retardirt, als dies die wenig sinkende Nachttemperatur betreffs des nächtlichen Wachsthums thut.

Ueberhaupt lassen sich hier die mannigfaltigsten Combinationen denken, und da nichts so wetterwendisch ist als das Wetter, so wird die Pflanze je nach Umständen bald am Tage bald in der Nacht binnen gleichen Zeiträumen stärker wachsen, eine streng durchgeführte Periodicität sich also nicht geltend machen. Dem entsprechend zeigen denn auch die zahlreichen in dieser Richtung unternommenen Beobachtungen[1]) kein allgemeines Gesetz; jedoch geht aus ihnen soviel hervor, dass, besonders wenn man längere Zeiträume z. B. ganze Tage vergleicht, gewöhnlich alle anderen Wachsthumsbedingungen von den Wirkungen der Temperaturschwankungen überwogen werden, so dass die Wachsthumsgeschwindigkeit im Allgemeinen mit steigender Temperatur steigt, mit sinkender fällt. So fand Rauwenhoff aus sehr zahlreichen Messungen, welche Monate lang bei dem verschiedensten Wetter gemacht wurden, dass durchschnittlich das Längenwachsthum in zwölf Tagesstunden grösser war als in 12 Nachtstunden. Es betrug in Prozenten des gesammten Wachsthums ausgedrückt

	das Wachsthum	
bei	des Tages	der Nacht
Bryonia	59,0 Proc.	41,0 Proc.
Wisteria	57,8 -	41,2 -
Vitis	55,1 -	44,9 -
Cucurbita	56,7 -	43,3 -
Cucurbita	57,2 -	42,8 -
Dasylirion	55,3 -	44,7 -

1) Die ich ausführlich im zweiten Heft der Arbeiten des bot. Instit. Würzburg 1872, p. 170 dargestellt habe.

Bei einer derartigen statistischen Behandlung findet sich also, dass die begünstigende Wirkung der höheren Tageswärme den retardirenden Einfluss des Tageslichts überwiegt. Dem entsprechend zeigen Rauwenhoffs Messungen auch, dass das Wachsthum durchschnittlich am Vormittag geringer ist als am Nachmittag (je 6 Stunden), da bei durchschnittlich ungefähr gleicher Beleuchtung die Temperatur des Nachmittags höher ist als die des Vormittags. Setzt man das Wachsthum der Nachmittage = 100, so ist das der Vormittage

bei Bryonia = 86
Wisteria = 71
Vitis = 67
Cucurbita = 79
Cucurbita = 81

Berechnet man jedoch aus Rauwenhoffs Messungen die nächtlichen und täglichen, die vor- und nachmittägigen Werthe für kürzere Zeiträume, wo die Verschiedenheiten des Wetters sich nicht mehr statistisch ausgleichen, so findet man, dass zuweilen das nächtliche Wachsthum das des Tages überwiegt, und dass das Verhältniss zu Gunsten des Nachmittags veränderlich ist.

Es leuchtet nach dem Gesagten ein, dass es bei Beobachtungen unter freiem Himmel, wo die Schwankungen der Temperatur, des Lichts, der Feuchtigkeit sehr gross sind und bald so bald anders sich combiniren, unmöglich ist festzustellen, in welcher Weise jede einzelne Wachsthumsbedingung sich an der Pflanze geltend macht, und ob überhaupt der periodische Wechsel von Tag und Nacht einen solchen des Wachsthums nach sich zieht, oder ob vielleicht gar in der Pflanze selbst, unabhängig von den äusseren Veränderungen, Ursachen einer täglichen Periodicität des Wachsthums vorhanden sind. Um darüber in's Reine zu kommen, ist das erste Erforderniss, dass man sich bei den Beobachtungen von den Zufälligkeiten des Wetters unabhängig macht, was nur dadurch möglich wird, dass man in wohlverschlossenen Zimmern beobachtet, wo man die Temperatur durch Heizung willkürlich constant erhält oder schwanken lässt, das Licht steigern und mindern kann, die Feuchtigkeit der Luft und der Erde im Blumentopf nach Gutdünken regulirt. So wird es möglich bei constanter Feuchtigkeit, d. h. bei constantem Turgor der Pflanze und bei constanter Temperatur, die Wirkungen steigender und fallender Lichtintensität kennen zu lernen; indem man die Zuwachse in kurzen Zeiträumen misst und vergleicht.

Lange fortgesetzte Beobachtungen dieser Art an Internodien haben mir nun Folgendes gezeigt[1]).

1) Je mehr es gelingt, die Temperatur in einem constant finsteren Raum constant zu erhalten, desto gleichförmiger verläuft, bei constanter Feuchtigkeit das Längenwachsthum in den verschiedenen Tageszeiten; es scheint nicht, dass eine von äusseren Einflüssen unabhängige tägliche Periode des Wachsthums besteht. Dagegen können sich die oben genannten stossweisen Aenderungen des Wachsthums geltend machen.

1) Sachs: Arb. des bot. Inst. Würzburg 1872. Heft II, p. 168 ff. Die beobachteten Pflanzen waren vorwiegend: Fritillaria imperialis, Humulus Lupulus, Dahlia variabilis, *Polemonium reptans*, Richardia aethiopica.

2) Lässt man auf eine in constanter Finsterniss und Feuchtigkeit vegetirende Pflanze stärkere Temperaturschwankungen einwirken, nämlich so, dass die Temperatur der Luft neben der Pflanze stündlich um einige Centigrade wechselt, so steigt und fällt die Wachsthumsgeschwindigkeit der Internodien mit der steigenden und fallenden Temperatur; verzeichnet man die stündlichen Zuwachse als Ordinaten über der Zeitabscisse, so folgt die Zuwachscurve allen Hebungen und Senkungen der Temperaturcurve, ohne dass jedoch eine wirkliche Proportionalität der Zuwachse und Temperaturen herrscht; die Curven verlaufen nicht aequidistant (parallel) sondern nur gleichsinnig.

3) Sorgt man dafür, dass in dem Beobachtungsraum die Temperatur nur langsame und geringe Schwankungen erfährt, während (bei hinreichend gleicher Feuchtigkeit) die Beleuchtung in gewohnter Weise wechselt, also vom Morgen bis Mittag zu-, vom Mittag bis Abend abnimmt und Nachts Dunkelheit herrscht, so zeigt sich, dass die Zuwachse von Abend bis Sonnenaufgang immer grösser werden, nach Sonnenaufgang plötzlich sich verkleinern und dann bis gegen Abend abnehmen; der Wechsel von Tageslicht und Nachtdunkelheit bewirkt also unter diesen Umständen ein periodisches Auf- und Abschwanken der Wachsthumscurve, der Art, dass am Morgen bei Sonnenaufgang ein Maximum, vor Sonnenuntergang ein Minimum eintritt. Gewöhnlich zeigt sich noch eine zweite Hebung der Zuwachscurve am Nachmittag, die aber, wie ich dargethan habe, eine Wirkung der höheren Nachmittagstemperatur ist, durch welche der Lichteinfluss überwogen wird.

Die retardirende Lichtwirkung ist also stark genug, die beschleunigende Wirkung der geringen Temperaturhebung am Vormittag zu überwiegen, aber nicht mehr hinreichend die stärkere Wirkung der nachmittägigen Temperatursteigerung zu beseitigen.

Von besonderem Interesse ist die Thatsache, dass die Zuwachscurve einer während des Tags dem Licht ausgesetzten Pflanze nach Sonnenuntergang, oder auch bei künstlicher Verfinsterung am Abend, nicht sofort steil emporsteigt, d. h. dass mit plötzlich eintretender Finsterniss nicht sofort das vom Licht unabhängige stärkste Wachsthum erreicht wird, dass vielmehr, wie die bis zum Morgen langsam steigende Curve zeigt, die am Tage geschwächte Wachsthumsgeschwindigkeit nur nach und nach im Laufe von mehreren Stunden grösser und grösser wird; bis am Morgen das neu eintretende Licht wieder eine Retardation der Wachsthumsgeschwindigkeit bewirkt, die nun auch ihrerseits von Stunde zu Stunde zunimmt, bis am Abend (bei constanter Temperatur) das Minimum erreicht wird. Mit anderen Worten heisst das, die beiden inneren Zustände der Pflanze, welche der Finsterniss einerseits, dem Tageslicht andererseits entsprechen, gehen nur nach und nach in einander über. Das Licht bedarf längerer Zeit, um den Nachtzustand des Wachsthums, die Dunkelheit bedarf ebenfalls längerer Zeit, um den Tageszustand zu beseitigen. Wäre dies nicht der Fall, so müsste die Wachsthumscurve am Abend, bei plötzlicher künstlicher Verfinsterung des Zimmers, sofort steil emporsteigen, dann in gleicher Hebung bis zum Morgen fortlaufen, um sofort, bei Erhellung des Zimmers tief zu fallen und bis zum Abend in gleicher Höhe über der Abscisse fortzugehen, was eben nicht der Fall ist.

Um die Veränderungen des Wachsthums aus inneren Ursachen oder seine Abhängigkeit von äusseren Bedingungen genauer kennen zu lernen, ist es nöthig, die Zuwachse in kur-

zen Zeiträumen, z. B. in Stunden oder in je 2—3 Stunden zu messen. Bei sehr schnell wachsenden Internodien und Blättern grosser Pflanzen, wie den Blüthenstämmen von Agaven und den Blättern der Musaceen u. dgl. ist dies schon mit einiger Genauigkeit möglich, wenn man nur den Maassstab einfach anlegt. Für genauere Beobachtungen jedoch ist es zweckmässiger, kleinere und langsamer wachsende Pflanzen zu benutzen, deren Verlängerungen in 1 Stunde nur 1 mm. oder viel weniger betragen. In solchen Fällen würde die Messung mit dem angelegten Maassstab sehr ungenau ausfallen; man thut daher besser, andere Methoden zu wählen. Ich habe deren drei verschiedene benutzt. Diese Methoden haben das gemein, dass am oberen Ende des zu beobachtenden Stengels oder eines Internodiums einer im Topf angewurzelten Pflanze ein dünner, fester Seidenfaden befestigt wird, der senkrecht aufsteigend über eine leicht bewegliche Rolle läuft und einen Zeiger in Bewegung setzt, der am freien Ende des Fadens oder an der Rolle angebracht ist.

1) Als Zeiger am Faden bezeichne ich die einfachste derartige Einrichtung, wo das freie von der Rolle herabhängende Fadenende, welches durch ein angemessenes Gewicht von einigen Grammen gespannt ist, eine feinspitzige Nadel in horizontaler Stellung trägt, welche an der Millimetertheilung eines senkrecht aufgestellten Maassstabes hinabgleitet, indem das an der Pflanze befestigte Ende des Fadens durch das Wachsthum höher steigt.

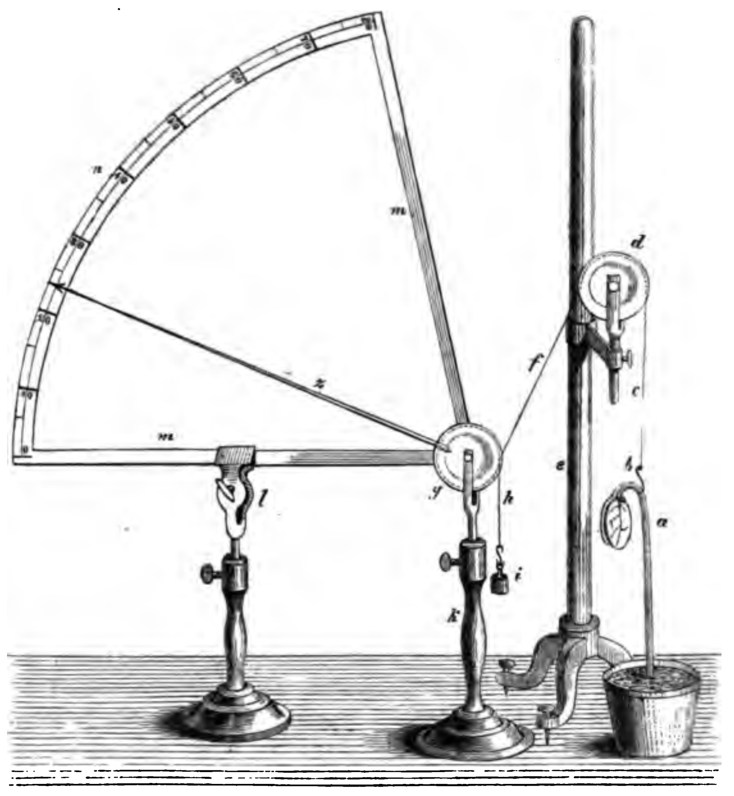


Fig. 450. Zeiger am Bogen, Apparat zur Messung der Längenzuwachse der Internodien in kurzen Zeiten.

2) Zeiger am Bogen Fig. 450. Der an der Pflanze *a* befestigte Faden *cf* läuft über die Rolle *d* und ist an einem Stift befestigt, der bei *g* in einer zweiten Rolle steckt. In der Richtung eines Radius dieser Rolle ist ein aus einem festen graden Strohhalm bestehender Zeiger *z* an ihr befestigt, dessen Spitze an der Gradtheilung des Bogens *mn* hinläuft. Das

Drehungsmoment des Zeigers wird durch das kleine Gewicht *i* aequilibrirt, das die Rolle in entgegengesetzte Richtung zu drehen sucht und zwar mit einem Ueberschuss von Kraft, durch den der Faden *cf* gespannt wird. Verlängert sich nun das Internodium unterhalb des Häckchens *b*, so sinkt das Gewicht *i*, und es wickelt sich ein gleiches Stück des Fadens *cf* an der Rolle *g* auf, wobei der Zeiger am Bogen emporsteigt. Ist nun die Zeigerspitze z. B. 10 mal so lang als der Radius der Rolle, so wird dieselbe einen 10 mal so grossen Weg am Bogen durchlaufen, als der Zuwachs des Internodiums beträgt. Da es indessen meist nicht darauf ankommt, die absoluten Grössen der Zuwachse, sondern nur ihre Verhältnisszahlen in verschiedenen Zeiten zu kennen, so genügt es die Bewegungen der Zeigerspitze einfach in Bogengraden abzulesen und diese zu vergleichen[1]. Dieses Instrument gestattet, auch sehr kleine Zuwachse durch den Zeiger vergrössert zu messen; es theilt aber mit dem vorigen den Uebelstand, dass der Beobachter zu ganz bestimmten Zeiten nachsehen muss, wodurch zamal die Beobachtung der nächtlichen Zuwachse sehr erschwert wird; dieser Nachtheil wird beseitigt durch

3) das schreibende Auxanometer; es besteht aus einer vereinfachten Form des vorigen Instruments; der an der Pflanze *f* befestigte Faden setzt nämlich unmittelbar die den Zeiger *z* tragende Rolle in Bewegung, indem er bei *r* an einem Stift befestigt ist. Die schon durch das Drehungsmoment des Zeigers bewirkte Spannung des Fadens wird noch verstärkt durch das Gewicht *g*. Bei dieser Einrichtung senkt sich die Zeigerspitze abwärts, wenn der Stengel unterhalb seines Befestigungspunktes wächst. Mittels des Uhrwerks *D* wird nun der auf der senkrechten Axe *a* befestigte Cylinder von Zinkblech *C* in langsame Rotation versetzt, die man am besten durch richtige Verlängerung des Pendels *l* so einrichtet, dass eine volle Umdrehung in genau einer Stunde vollendet wird. Der Cylinder ist auf der Axe *a* jedoch excentrisch befestigt, so dass die eine Seite desselben bei der Drehung einen grösseren Kreis beschreibt als die entgegengesetzte. Auf jener Seite ist ein glattes Papier aufgeklebt (*pppp*), welches nach der Befestigung über einer Terpentinflamme berusst wurde. Ist nun der Zeiger richtig gestellt, so berührt die Spitze desselben das Papier und schreibt darauf eine weisse Linie, indem er vermöge der Drehung des Cylinders an ihm hingleitet (*s, s'*); bei weiter fortschreitender Drehung kommt jedoch der Zeiger mit dem sich excentrisch drehenden Cylinder ausser Berührung und schwebt frei, bis er bei der weiteren Rotation wieder auf das Papier trifft und eine tiefer liegende weisse Linie schreibt. Offenbar werden die Entfernungen dieser vom Zeiger geschriebenen Linien in einer bestimmten Beziehung zu den Längenzuwachsen der Pflanzen stehen, worüber das zweite Heft der Arb. des Würzburger bot. Instit. nachzusehen ist. Hat sich der Zeiger vermöge des Wachsthums der Pflanze endlich, z. B. nach 24 Stunden bis zum unteren Rande des Papiers *p p* gesenkt, so stellt man das Uhrwerk, nimmt das Papier ab und ersetzt es durch ein neues, indem man zugleich durch Verschiebung der Rolle aufwärts den Zeiger wieder hebt, um den Versuch weiter fortzusetzen. Das abgenommene berusste Papier wird zur Fixirung der Linien durch Collodiumfirniss gezogen und getrocknet; worauf man die Entfernungen der weissen Linien misst und so die Werthe gewinnt, welche den stündlichen Zuwachsen des Internodiums proportional sind. Es leuchtet ein, dass der Apparat die Zuwachse nicht nur vergrössert, sondern auch in Abwesenheit des Beobachters aufschreibt, was zumal für die Feststellung der nächtlichen Zuwachse sehr bequem ist. Indessen erfordert doch die Notirung der Temperaturen und psychrometrischen Beobachtungen, die hier nöthig sind, wenigstens vom Morgen bis zum Abend die Aufmerksamkeit des Experimentators. — Unsere Figur zeigt ausserdem in *B* einen Blechrecipienten, den man zur Verdunkelung der Pflanze, auch nachdem sie angekoppelt ist, benutzen kann, da er aus zwei beweglichen, mit Charnier verbundenen Längshälften besteht. Bei *E* ist das Thermometer *A* in einem ähnlichen Recipienten neben der Pflanze aufgestellt.

---

1) Genaueres vergl. in der zweiten Aufl. dieses Buches p. 632.

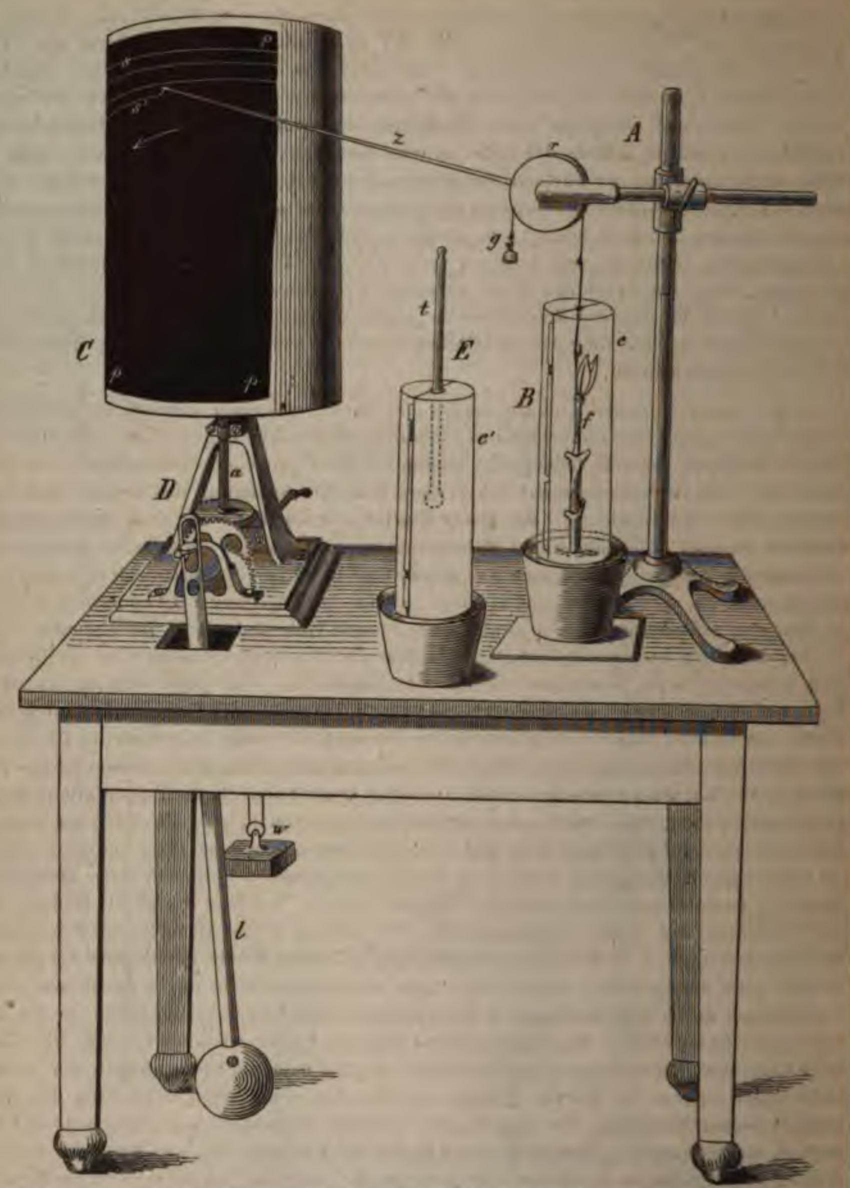


Fig. 451. Das schreibende Auxanometer, Instrument zur Messung der Längenzuwachse der Internodien.

§ 19. **Wirkung der Temperatur auf das Längenwachsthum**[1]
Im vorigen Capitel § 7 wurde bereits gezeigt, dass das Pflanzenleben überhau

---

1) Fr. Burkhardt in Verhandl. der naturforsch. Gesellsch. Basel 1858. v. II. 1, p. 47. Sachs, Jahrb. f. wiss. Bot. 1860. Heft II, p. 338. — Alph. de Candolle in Bibliothèque universelle et revue Suisse 1866, November. — Hugo de Vries in Archives néerlandaises, 1870. T. — W. Köppen: »Wärme u. Pflanzen-Wachsthum«. Dissertation. Moskau 1870.

d das Wachsthum im Besonderen nur innerhalb gewisser Temperaturgrenzen n Allgemeinen zwischen 0 und 50° C.) stattfindet; dass jede Funktion bei jeder anzenart, wie es scheint, ihren besonderen unteren und oberen Grenzwerth ankennt, so dass z. B. die niederste Temperatur, bei welcher eine Weizenpflanze ch wächst, eine andere ist, als die niederste, bei welcher eine Kürbispflanze sselbe thut u. s. w. Es wurde ferner schon darauf hingewiesen, dass wie dere Funktionen auch das Wachsthum desto energischer wird, je höher die onstante) wirksame Temperatur über dem Nullpunkt liegt, dass es jedoch eine stimmte höhere Temperatur giebt, bei welcher ein Maximum des Wachsthums reicht wird, über welches hinaus jede Temperaturzunahme eine weitergehende rminderung der Wachsthumsgeschwindigkeit bedingt. Eine Proportionalität im athematischen Sinne des Worts zwischen der Wachsthumsgeschwindigkeit und r Höhe der Temperatur besteht also nicht, und je genauer man die Beziehung ider untersucht hat, desto schwieriger wurde es, dieselbe durch irgend eine athematische Formel auszudrücken. Andererseits ist aber nicht zu zweifeln, dass für eine künftige Theorie der Mechanik des Wachsthums von ganz besonderem eresse sein muss, die wahre Abhängigkeit derselben von der Temperatur, enigstens in einigen bestimmten Fällen genau zu kennen.

Die Schwierigkeiten derartiger Untersuchung sind jedoch weit grösser, als n gewöhnlich glaubt, und die bisher gewonnenen Resultate, so werthvoll sie d, ergeben doch nicht viel mehr, als was oben bereits ausgesprochen wurde, ne uns eine tiefere Einsicht zu gestatten, in welcher Weise überhaupt die Begungen der Moleküle, welche wir Wärme nennen, mit derjenigen Bewegung rselben, die das Wachsthum vermittelt, zusammenhängt.

Halten wir uns jedoch an die gegenwärtigen vorliegenden Ergebnisse, so ben dieselben neben ihrer immerhin vorhandenen theoretischen Bedeutung auch en grossen praktischen Werth, insofern besonders die Kenntniss der Cardinalnkte der Temperatur, nämlich der Grenzwerthe und der Optimaltemperatur, i welcher das Maximum der Wirkung erfolgt, bei Untersuchungen anderer Art entbehrlich ist, um die Erscheinungen richtig zu deuten. In diesem Sinne gen hier noch, als Nachtrag zu § 7, einige der zuverlässigeren Angaben Raum den.

Zur Feststellung der genannten Cardinalpunkte der Temperatur sind nur solche Beobachtungen werthvoll, welche bei nahezu constanter Temperatur gemacht werden, da Mittelzahlen aus sehr variablen Temperaturen zu grossen Irrthümern führen können, wie ch l. c. gezeigt habe. Es ist aber keineswegs leicht, die Temperatur des Beobachtungsraumes, auch bei künstlicher Heizung oder Abkühlung Tage lang hinreichend constant zu erhalten, und besonders schwierig wird die Sache bei der Bestimmung der unteren Grenzwerthe (Minimal-Temperaturen oder specifische Nullpunkte), da man hier oft lange Zeit (bei Keimung selbst mehrere Wochen lang) warten muss, ob nicht etwa Wachsthum (in diesem Falle also Keimung) eintritt. Mit Hilfe des im vorigen Paragraphen beschriebenen Apparates wäre es allerdings möglich, im Laufe einiger Stunden den Nachweis zu führen, ob ein Internodium noch bei einer sehr niederen oder sehr hohen Temperatur wächst, und bei welcher Temperatur es am raschesten wächst, wenn es nicht mit grossen Schwierigkeiten verbunden wäre, die Temperatur der Pflanze am Apparat genügend zu reguliren. Doch ist zu erwarten, dass das Auxanometer auch hier gute Dienste leisten wird. — Die bisherigen Beobachtungen zur Feststellung der Cardinalpunkte der Wachsthumstemperaturen, soweit sie überhaupt Anspruch auf physiologische Bedeutung machen, sind an keimenden Samen gemacht,

da man bei diesen die Temperatur und Feuchtigkeit der Erde, in welcher sie keimen, leichter reguliren kann, als bei in Luft befindlichen Internodien. Besondere Vortheile bieten die Wurzeln der Keimpflanzen dar. insofern sie nicht aus dem Boden hervortreten und durch ihre regelmässigere, einfache Form die Messung erleichtern. Nur auf die Keimwurzeln beziehen sich die folgenden Zahlen, wobei jedoch, wo es sich um Dicotylen handelt, gewöhnlich noch das hypocotyle Glied mit zur Wurzel gerechnet ist. — Dass die verschiedenen Beobachter nicht immer genau dieselben Zahlen für die Cardinalpunkte angeben, ist durch die Verschiedenheit der Beobachtungsmethode, der Wasserzufuhr, Natur des Bodens, Ungenauigkeit der Thermometerangaben u. dgl. veranlasst.

Man kann nun die Frage zunächst so stellen, ob bei gewissen Temperaturen überhaupt noch Keimung, d. h. Wachthum der Keimtheile auf Kosten der Reservestoffe des Samens, stattfindet, und bei welcher Temperatur dies am raschesten geschieht. So fand ich

für	die untere Grenze bei	das Optimum bei	die obere Grenze bei
Triticum vulgare	5 °C.	28,7 °C.	42,5 °C.
Hordeum vulgare	5 -	28,7 -	37,7 -
Cucurbita Pepo	13,7 -	33,7 -	46,2 -
Phaseolus multiflorus	9,5 -	33,7 -	46,2 -
Zea Mais	9,5 -	33,7 -	46,2 -

Die Tabelle besagt, dass, wenn die gefundenen Temperaturen die richtigen sind, Samen von Triticum unterhalb 5°C, von Cucurbita unterhalb 13,7°C u. s. w. nicht keimen würden, auch wenn sie noch so lange in feuchter Erde lägen; dass sie bei Temperaturen, welche höher sind als die der dritten Columne, ebenfalls nicht mehr keimen, sondern rasch verderben würden, dass dagegen bei den in der zweiten Columne genannten Temperaturen die Keimung in kürzerer Zeit erfolgt als bei jeder niedrigeren oder höheren Temperatur. Indessen darf man, selbst bei der grossen Sorgfalt, mit der jene Zahlen gewonnen sind, annehmen, dass fortgesetzte Beobachtungen etwas abweichende, wenn auch nahe liegende Werthe liefern würden. Es leuchtet ein, dass zur Feststellung jedes Cardinalpunktes mehrere Versuche nöthig sind. Ziemlich gut stimmen, soweit es dieselben Pflanzen betrifft, die von Köppen gewonnenen Zahlen mit den meinigen überein; er fand:

für	die untere Grenze bei	das Optimum bei
Triticum vulgare	7,5 °C.	29,7 °C.
Zea Mais	9,6 -	32,4 -
Lupinus albus	7,5 -	28,0 -
Pisum sativum	6,7 -	26,6 -

H. de Vries fand:

für	das Optimum bei	die obere Grenze
Phaseolus vulgaris	34,5 °C.	über 42,5 °C.
Helianthus annuus	34,5 -	unter 42,5 -
Brassica napus	34,5 -	unter 42,5 -
Cannabis sativa	34,5 -	über 42,5 -
Cucumis melo	37,5 -	— -
Sinapis alba	27,4 -	über 37,2 -
Lepidium sativum	27,4 -	unter 37,2 -
Linum usitatiss.	27,4 -	über 37,2 -

Die Ergebnisse Al. de Candolle's sind, soweit sie die unteren Grenzwerthe betreffen, ziemlich vertrauenerweckend, was von den Optimaltemperaturen und oberen Grenzwerthen man aus manchen Angaben des Beobachters schliessen darf, kaum gelten möchte.

Nach de Candolle[1]) liegen

für	die untere Grenze bei	das Optimum bei	die obere Grenze
Sinapis alba	0 °C.	21 °C.	28 °C.
Lepidium sativum	1,8 -	21 -	28 -
Linum usit.	1,8 -	21 -	28 -
Collomia coccinea	5,0 -	17 -	bei 28 -
Nigella sativa	5,7 -	über 21 °(?)	bei 28 -
Iberis amara	5,7 -		
Trifolium repens	5,7 -	21—25 -	unter 28 -
Zea Mais	9,0 -	21—28 -	bei 35 - (!) *
Sexamum orientale	13,0 -	25—28 -	unter 45 -

Wenn bei de Candolle die unteren Grenzwerthe bis unter 5°C. herabgehen, so kann ihm hierfür die grössere Wahrscheinlichkeit zugesprochen werden; dagegen sind seine Optima und Maxima gewiss meist zu niedrig gefunden.

Eine genauere Einsicht gewähren die Zahlen, welche die in gleichen Zeiten bei ver schiedenen Temperaturen erreichten Wurzellängen angeben, also die Wachsthumsgeschwindigkeiten der Keimwurzeln bei verschiedenen (constanten) Temperaturen; sie steigen von dem unteren Grenzwerth ausgehend bis zum Optimum und fallen von da aus wieder bis zur oberen Temperaturgrenze.

Ich fand z. B. für Zea Mais

Zeit.	Temperatur.	erreichte Wurzellänge.
2 × 48 Stunden	17,1 °C.	2,5 mm.
48 -	26,2 -	24,5 -
48 -	33,2 -	39,0 -
48 -	34,0 -	55,0 -
48 -	38,2 -	25,2 -
48 -	42,5 -	5,9 -

Köppen erhielt in je 48 Stunden

bei	folgende Wurzellängen von Lupinus albus.	Pisum sativum.	Zea Mais.
14,1 °C.	9,1 mm.	5,0 mm.	— mm.
18,0 -	11,6 -	8,3 -	1,1 -
23,5 -	31,0 -	30,0 -	10,8 -
26,6 -	54,1 -	53,9 -	29,6 -
28,5 -	50,1 -	40,4 -	26,5 -
30,2 -	43,8 -	38,5 -	64,6 -
33,5 -	14,2 -	23,0 -	69,5 -
36,5 -	12,6 -	8,7 -	20,7 -

De Vries erhielt ebenfalls jedesmal in 48 Stunden

bei	folgende Wurzellängen von Cucumis melo.	Sinapis alba.	Lepidium sativum.	Sinum usitat.
15,1 °C.	— mm.	3,8 mm.	5,9 mm.	1,1 mm.
21,6 -	— -	24,9 -	38,0 -	20,5 -
27,4 -	18,2 -	52,0 -	71,9 -	44,8 -
30,6 -	27,1 -	44,1 -	44,6 -	39,9 -
33,9 -	38,6 -	30,2 -	26,9 -	28,1 -
37,2 -	70,3 -	10,0 -	0 -	9,2 -

1) Ich entnehme die Zahlen der Curventafel seiner Abhandlung mit Benutzung des Textes.

* De Candolle bemerkt, die Mais-, Melonen- und Sesamkörner wurden braun, die ersteren »comme brûlées« bei 40°, wovon andere Beobachter nichts bemerken; dennoch keimten solche gebrannte Körner später bei niedrigerer Temperatur.

Wie wichtig es zur Feststellung der Cardinalpunkte ist, dass die Temperatur bei jedem Versuch möglichst constant sei, geht besonders aus der von Köppen gefundenen Thatsache hervor, dass gleiche Pflanzentheile bei gleichen Mitteltemperaturen doch verschieden rasch wachsen, wenn nämlich in dem einen Fall die Mitteltemperatur fast constant herrscht, während im anderen Falle ein Auf- und Abschwanken der herrschenden Temperatur unter und über den Mittelwerth stattfindet. Es leuchtet sofort ein, dass wenn die Mitteltemperatur das Optimum ist, jede Schwankung auf- und abwärts eine Verzögerung des Wachsthums hervorbringen muss; ausserdem zeigt jedoch Köppen (l. p. 17 ff.), dass auch unterhalb des Optimum das Wachsthum beeinträchtigt wird, wenn die Temperatur stärkeren Schwankungen unterliegt.

So fand er bei der Keimung von Pisum sativum in 144 Stunden bei constanter Temperatur = 15,1°C die Wurzellänge = 110 mm.; bei schwankender Temperatur, indem die Erde täglich zweimal auf 20°C erwärmt, in der Zwischenzeit aber auf 15,1°C belassen wurde, so dass die Mitteltemperatur 16° war, erreichten die Wurzeln nur 88 mm. Länge; als die Temperatur zwischen 15,0 und 30°C so schwankte, dass das Mittel 18°C betrug, erreichten die Wurzeln nur 56 mm. Länge.

Obgleich hier also die berechneten Mitteltemperaturen höher waren als 15,1°, wurde das Wachsthum doch verlangsamt, und um so mehr, je stärker die Schwankungen waren.

Aus einer reichhaltigen Tabelle Köppens mögen noch folgende Beispiele hier Raum finden:

In jedesmal 96 Stunden wurden folgende Wurzellängen erreicht:

Mitteltemperatur.	Stündl. Veränderung der Temperatur.	Lupinus albus.	Vicia Faba.
14,4 °C.	0,06 °C.	30,0 mm.	14,0 mm.
14,1 -	0,28 -	19,0 -	9,8 -
16,6 -	0,04 -	44,0 -	31,2 -
17,2 -	0,26 -	31,9 -	17,8 -

Es scheint also, als ob der wachsende Pflanzentheil erst eine längere Zeit hindurch eine bestimmte Temperatur haben müsste, um die dieser Temperatur entsprechende grösste Geschwindigkeit des Wachsthums zu erreichen.

Die Resultate Köppens widersprechen nur scheinbar meinen im vorigen Paragraphen mitgetheilten Beobachtungen, wonach bei schwankender Temperatur auch das Wachsthum auf- und abschwankt, so dass die resp. Curven gleichsinnig verlaufen; denn es ist möglich, dass der Gesammtzuwachs in einer gegebenen Zeit trotzdem grösser ist, wenn die Temperatur eine bestimmte Höhe beibehält, als wenn sie um diese auf- und abschwankt.

§ 20. Wirkung des Lichts auf das Längenwachsthum. Heliotropismus[1]. Indem wir hier unsere Aufmerksamkeit ausschliesslich der Frage widmen, ob und wie das Licht auf das Flächenwachsthum der Zellhäute beschleunigend oder verzögernd, also quantitativ bestimmend einwirkt, lassen wir einstweilen diejenigen Fälle ganz ausser Acht, wo es auch qualitativ bestimmend auf die physiologische und morphologische Natur der neu entstehenden Organe Einfluss nimmt oder vermuthlich nehmen könnte.

In § 8 wurde bereits die Abhängigkeit des Wachsthums vom Licht im Allgemeinen besprochen und zumal darauf hingewiesen, dass diese Frage von der nach

1) P. de Candolle Physiol. végét. T. III, p. 1079 (Paris 1832). — Sachs, bot. Zeitg. 1863, Beilage und 1865, p. 117. — Sachs, Experim.-Physiol. 1859. § 15. — Hofmeister: Lehre von der Pflanzenzelle. 1867. § 36. — Kraus, Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. VII, p. 209 ff. — Batalin, bot. Zeitg. 1871. No. 40.

der Betheiligung des Lichts an der Assimilation streng zu sondern sei, wenn nicht arge Missverständnisse entstehen sollen. Auch hier haben wir es ausschliesslich mit den Vorgängen des Wachsens selbst zu thun, indem wir in jedem Fall voraussetzen, dass die Zellen oder Organe, um die es sich handelt, mit assimilirten Baustoffen hinreichend, selbst in Ueberfluss versorgt sind.

Die in dem genannten § angeführten Thatsachen, dass die Blüthentheile in dauernder Finsterniss dasselbe Wachsthum wie im Licht erfahren, dass dagegen, wie besonders aus § 18 erhellt, die meisten Internodien bei allseitiger Beleuchtung langsamer wachsen, kürzer bleiben als im Finstern und bei einseitiger Beleuchtung sich deshalb nach der Lichtquelle hin concav krümmen, während umgekehrt andere Gebilde (manche Internodien, Wurzelhaare, Ranken) auf der beleuchteten Seite länger werden als auf der Schattenseite, sich daher auf der der Lichtquelle zugekehrten Seite convex krümmen, dass endlich die Blattspreiten der Farne und Dicotylen im Finstern bald zu wachsen aufhören und klein bleiben; diese Beobachtungen zeigen zunächst, dass sich verschiedene Zellen und Organe in ihrem Wachsthum sehr verschieden gegen das Licht verhalten. Da das Licht selbst dasselbe bleibt, die Nährstoffe vorhanden sind, so wird jede Erklärung dieser Verschiedenheit darauf hinauslaufen müssen, zu zeigen, wie die vorhandene, erbliche Organisation in jedem Falle gerade so und nicht anders in ihrer Entwickelung von den Schwingungen des Aethers verändert werden muss. Eine derartige Erklärung zu geben, ist aber gegenwärtig völlig unmöglich [1], da die Erscheinungen selbst noch viel zu wenig bekannt sind; ja es ist für jetzt nicht einmal thunlich, die bekannten Thatsachen auf einen allgemeinen Ausdruck zu bringen, und zwar besonders deshalb, weil das Verhalten der Blätter und der negativ heliotropischen Organe zum Licht noch Zweifeln unterliegt. Wären diese letzteren, die bereits in § 8 angedeutet wurden, beseitigt, so könnte man drei Arten von Organen unterscheiden, nämlich 1) solche, deren Zellenwachsthum vom Licht überhaupt unabhängig ist (Blumenkronen, Staubgefässe, Früchte, Samen), 2) solche, deren Längenwachsthum durch das Licht beeinträchtigt wird (die positiv heliotropischen Organe, die durch Étiolement eine Ueberverlängerung erfahren), und 3) solche, deren Längenwachsthum durch das Licht begünstigt wird; in diese letzte Kategorie würden die negativ heliotropischen Organe gehören, wenn man darüber sicher wäre, wie überhaupt der negative Heliotropismus sich zum positiven verhält; ob er nicht vielleicht, wie an a. O. erwähnt wurde, wenigstens in manchen Fällen, nur eine Modification des positiven ist, oder gar von chemischen Einwirkungen des Lichts, die dem betreffenden Wachsthumsacten vorausgehen, abhängt, was nach neueren Untersuchungen jedoch sehr unwahrscheinlich ist.

Die Stellung der Frage: wie wirkt das Licht auf die Mechanik des Wachsthums der Zellhäute? kann daher bei dem gegenwärtigen Stand des Wissens nur in Bezug auf die positiv heliotropischen Organe einen bestimmten Sinn haben, in sofern es bei diesen gewiss ist, dass das Wachsthum der Zellhäute in Richtung der Wachsthumsaxe des Organs vom Lichte verlangsamt und auf ein geringeres Maass

1) Wenn sich Herr Müller im zweiten Heft seiner botan. Untersuchungen (Heidelberg 1872) das Ansehen giebt, als ob ihm das eine Kleinigkeit sei, so zeigt er damit nur, wie weit er von dem Wege wirklicher Forschung abseit gekommen ist.

beschränkt wird. Aber auch für diesen Fall ist die gestellte Frage gegenwärtig unlösbar, da es an der Beantwortung verschiedener Vorfragen mangelt. So wäre vor Allem zuerst zu entscheiden, ob das Licht ausschliesslich nur dann auf die Zellhäute im genannten Sinne einwirkt, wenn die Richtung der Strahlen schief steht zur Längsaxe des Wachsthums; ein ähnliches Verhalten macht sich, wie wir sehen werden, bei der Wirkung der Schwere auf das Längenwachsthum geltend. Die verschiedenen Erscheinungen des positiven Heliotropismus lassen in der That der Annahme Raum, dass Lichtstrahlen, welche die Zellhaut in ihrer Längsrichtung durchsetzen, das Wachsthum nicht beeinträchtigen, während sie um so stärker wirken, je mehr sich ihr Einfallswinkel zur Längsaxe des Organes (ob dieses nun ein vielzelliges oder ein einfacher Schlauch sei) einem Rechten nähert, je mehr also die transversalen Schwingungen der Aetheratome selbst in die Flächenrichtungen der Haut fallen. Allein die Lösung dieser Vorfrage würde keineswegs die wahre Natur der Lichtwirkung auf das Wachsen der Zellhäute enthüllen; vorerst müsste man nämlich wissen, ob denn überhaupt das Licht unmittelbar auf die Haut wirkt, oder ob nicht etwa die ganze Wirkung zunächst durch das Protoplasma oder gar durch chemische Veränderungen des Zellsafts vermittelt wird. Da man nämlich weiss, dass die Zellhaut nur so lange wächst, als sie auf der Innenseite von lebendem Protoplasma berührt wird, dass dieses selbst durch Licht zu Bewegungen veranlasst wird, in deren Folge es sich an bestimmten Seiten der Zellhaut anhäuft (§ 8), und da dies ebenso wie das Wachsthum der Zellhäute durch die stark brechbaren Strahlen bewirkt wird, so ist die ausgesprochene Vermuthung wenigstens nicht ohne Weiteres von der Hand zu weisen. Man kann sich ferner die Frage vorlegen, ob das Licht auf die Mechanik des Zellhautwachsthums nicht vielleicht durch chemische Effekte einwirkt, die es im Zellsaft oder im Protoplasma hervorbringt, wobei man jedoch nicht an Assimilation zu denken hat, da es sich zum Theil um chlorophyllfreie Zellen, wie z. B. die positiv heliotropischen Peritheliumhälse der Sordaria Fimiseda, die Hutstiele von Claviceps und manche Keimwurzeln handelt, und da die Blätter der Dicotylen Beziehungen zum Licht zeigen (s. unten), welche die Annahme einer chemischen Einwirkung auf assimilirte Stoffe, nicht aber auf Assimilation, nahe legen.

So lange man nur vielzellige Organe und nur den Unterschied grüner und und étiolioter Pflanzen in Betracht zieht, könnte man der Annahme einer Veränderung des Turgors durch das Licht (hervorgebracht etwa durch chemische Veränderung des Zellsaftes und der entsprechenden Aenderung der Diosmose) einen grösseren Werth beilegen[1]; allein die Thatsache, dass auch einzellige Schläuche, wie die Vaucherien und die Internodialzellen der Nitellen positiv heliotropisch sind, schliesst diese Annahme aus, da hier die beleuchtete Seite langsamer wächst als die Schattenseite, obgleich alle Theile der Zellhaut dem gleichen hydrostatischen Druck des Saftes unterliegen.

Die eben genannten Beispiele von positivem Heliotropismus an einzelligen, submersen Schläuchen, sowie auch die heliotropischen Krümmungen von vielzelligen Internodien unter Wasser zeigen ohne Weiteres, dass es sich nicht etwa

1) Vergl. Dutrochet mém. pour servir à l'histoire des végétaux et anim. Paris 1837. II.

um eine durch das Licht bewirkte stärkere Transpiration und ihre Folgen handelt.

Grösserer Aufmerksamkeit werth erschiene dagegen die Vermuthung, ob nicht das Licht deshalb auf das Flächenwachsthum positiv heliotropischer Zellen verlangsamend einwirkt, weil es vielleicht zunächst das Dickenwachsthum steigert, also auf der stärker beleuchteten Seite die Dehnbarkeit der Haut unter dem Einfluss des Saftdruckes vermindert. Diese Vermuthung fände eine Stütze an den Beobachtungen von Kraus, wonach in der That bei étiolirten Internodien die Cuticularisirung der Epidermis sowohl wie das Dickenwachsthum der Rinden- und Bastzellen wesentlich beeinträchtigt, durch den Lichtmangel also die Dehnbarkeit dieser Membranen gesteigert ist. Dasselbe liesse sich nicht nur für die Schattenseite eines zum Licht hingekrümmten vielzelligen Internodiums, sondern auch für einen Vaucherien- oder Nitellenschlauch annehmen, indem man glauben könnte, dass die Wand auf der Lichtseite sich zunächst stärker verdickt und deshalb minder dehnbar wird, dem Saftdruck also weniger nachgiebt und in Folge dessen auch langsamer wächst. Beobachtungen an einzelligen heliotropisch gekrümmten Schläuchen liegen jedoch nicht vor.

Sollte sich nun herausstellen, wie die neueren Untersuchungen v. Wolkoffs erwarten lassen, dass der negative Helotropismus der chlorophyllhaltigen Organe ebenso wenig wie bei den Wurzeln auf stärkerer Assimilation der der stärkeren Lichtquelle zugekehrten Seite beruht, so würde man annehmen müssen, dass alle die genannten möglichen Einwirkungen auch in entgegengesetztem Sinne stattfinden können, wobei die ganze Schwierigkeit der Untersuchung erst recht zu Tage tritt.

Eine zusammenhängende Darstellung der Abhängigkeit des Wachsens vom Licht ist gegenwärtig kaum möglich: das oben Gesagte mag den Leser auf die Hauptfragen, um die sich die Untersuchung zu kümmern hätte, aufmerksam machen. Im Folgenden aber stelle ich noch einige der wichtigeren bis jetzt bekannten Thatsachen mit kritischen Bemerkungen zusammen.

a) Organe, deren Längenwachsthum durch Licht beeinträchtigt wird. Alle bis jetzt untersuchten Internodien (auch die einzelligen der Nitellen nach Hofmeister), welche bei ungleichseitiger Beleuchtung sich so krümmen, dass die der Lichtquelle zugekehrte Seite concav, die Schattenseite convex wird, also alle positiv heliotropischen, zeigen unter dem wechselnden Einfluss von Tag und Nacht (bei hinreichend constanter Temperatur) eine Periodicität des Längenwachsthums der Art, dass dieses vom Abend bis Morgen beschleunigt, vom Morgen bis Abend retardirt wird. Mit beiden Thatsachen aber stimmt überein, dass dieselben Internodien bei dauernder Finsterniss länger, oft vielmal länger werden als unter normalen Verhältnissen. Diese drei Ergebnisse führen ungezwungen zu dem Schluss, dass es die directe Einwirkung des Lichts (und zwar nur seiner stark brechbaren Strahlen § 8) ist, welche das Längenwachsthum solcher Internodien verlangsamt und es früher aufhören macht. — Auch für die positiv heliotropischen Wurzeln (wie die von Zea Mais, Lemna, Cucurbita, Pistia u. a.) dürfte sich herausstellen, dass sie, dem Tageslicht ausgesetzt, dieselbe Periodicität wie die Internodien zeigen, was jedoch noch nicht festgestellt ist; dagegen hat Dr. v. Wolkoff für einige Wurzeln bereits nachgewiesen, dass sie in Wasser hinter einer durchsichtigen Glaswand sich entwickelnd in dauernder Finsterniss rascher wachsen als unter dem Wechsel von Tageslicht und nächtlicher Dunkelheit. So ergaben z. B. je 12 Hauptwurzeln der Keime von Pisum sativum

folgende Zuwachse:

	im Finstern.	im diffusen Licht.
am 1. Tag	195 mm.	161 mm.
- 2. -	289 -	153 -
- 3. -	250 -	210 -
- 4. -	126 -	113 -
- 5. -	113 -	78 -
In 5 Tagen	923 mm.	715 mm.

Die Zuwachse der Hauptwurzeln von Keimen der Vicia Faba verhielten sich

	im Finstern.	im diffusen Licht.
bei je 5 Wurzeln	wie 809	zu 272
- - 11 -	- 743	- 612
- - 9 -	- 612	- 416

In diesen Fällen war eine, wenn auch nicht sehr deutlich ausgesprochene Neigung zu positiv heliotropischer Krümmung der Wurzeln zu bemerken. Die Wachsthumsdifferenzen wären ohne Zweifel grösser ausgefallen, wenn man die gleichzeitigen Zuwachse nur während der Tagesstunden verglichen hätte.

Den Internodien und Wurzeln ähnlich verhalten sich die langen, schmalen Blätter vieler Monocotylen, die ebenfalls bei dauernder Finsterniss beträchtlich länger werden als unter normalen Verhältnissen und bei ungleichseitiger Beleuchtung sich positiv heliotropisch krümmen, wobei die Krümmungsebene mit der Ausbreitungsebene zusammenfallen kann, so dass der eine Rand des Blattes beträchtlich länger als der andere, das ganze Blatt also unsymmetrisch wird (wie ich bei Fritillaria imperialis bei Cultur am Fenster sehr deutlich beobachtete, nur diejenigen Blätter, welche genau auf der beleuchteten Vorderseite des Stengels entsprangen, waren symmetrisch, wie alle Blätter im Freien); was dagegen die tägliche, durch das Licht veranlasste Periode betrifft, so fehlt es bei diesen Blättern ebenfalls noch an Beobachtungen.

Viel schwieriger gestalten sich die Beobachtungen bei den netzadrigen breiten Blättern der Dicotylen. Aus der Thatsache, dass sie im Finstern kleiner, oft vielmal kleiner bleiben als unter normalen Bedingungen, könnte man folgern wollen, dass sich ihr Flächenwachsthum grade umgekehrt verhalte wie das der Internodien und langen Monocotylenblätter. Allein Batalin zeigte, dass es genügt, étiolirte Pflanzen ab und zu so kurze Zeit, dass sie dabei nicht ergrünen, dem Licht auszusetzen, um ihr Wachsthum im Finstern beträchtlich zu steigern. Dies führt zu der Annahme, dass das Licht in étiolirten Blättern eine nicht in Assimilation bestehende chemische Veränderung hervorbringt, durch welche sie dann befähigt werden im Finstern weiter zu wachsen. Jedenfalls geht daraus hervor, dass der vermuthete Gegensatz des Wachsthums derartiger Blätter zu dem der Internodien nicht besteht, dass sie unter normalen Beleuchtungsverhältnissen nicht deshalb grösser als in dauernder Finsterniss werden, weil etwa das Licht das Zellenwachsthum derartige Blätter unmittelbar begünstigte. Vielmehr sprechen neue Untersuchungen Prantl's zu Gunsten der Vermuthung[1], dass sich grüne (also gesunde, normale) Blätter bezüglich der täglichen vom Licht abhängigen Periode ähnlich verhalten wie die positiv heliotropischen Internodien. Durch zahlreiche, in dreistündigen Zwischenräumen vorgenommene Breiten- und Längsmessungen an Blättern von Cucurbita Pepo und Nicotiana Tabacum gelang es ihm, Wachsthumscurven aufzustellen, welche, trotz gegensinniger Temperaturschwankungen, vom Abend bis zum Morgen ansteigen, nach Sonnenaufgang ein Maximum der Höhe erreichen und dann während des Tags bis zum Abend fallen, ganz wie ich es für die positiv heliotropischen Internodien nachgewiesen habe. Bestätigt sich das allgemein, so geht daraus hervor, dass die netzadrigen breiten Dicotylenblätter ebenfalls im Finstern rascher wachsen als im Licht, durch das

1) Vergl. auch Sachs, Arb. des bot. Instit. Würzburg. II. p. 188.

Licht also im Wachsen gehindert werden; wenn solche Blätter aber trotzdem in dauernder Finsterniss kleiner bleiben, weil sie zu früh zu wachsen aufhören, so wird man dies als einen Krankheitszustand deuten dürfen, der darin besteht, dass gewisse Vorgänge des Stoffwechsels, welche dem Wachsthum vorausgehen müssen und durch das Licht hervorgerufen werden, in dauernder Finsterniss unterbleiben. Man hätte sich dieser Annahme gemäss zu denken, dass bei den Blättern, die sich unter dem wechselnden Einfluss von Tag und Nacht entfalten, das Wachsthum durch das Licht unmittelbar gehindert wird, gleichzeitig aber gewisse chemische Veränderungen stattfinden, die das Wachsthum überhaupt möglich machen und es in darauf folgender Finsterniss, wenn sie nicht zu lange dauert, unterstützen. Dass es sich hier jedoch nicht um Assimilation handelt, zeigen Batalins Versuche mit nicht grünen Blättern.

Fragen wir nun nach den mechanischen Veränderungen, welche das Licht an den bisher betrachteten Organen hervorbringt, und wodurch ihr Wachsthum verlangsamt wird, so ist zu bedauern, dass es bisher nicht versucht worden ist, dieselben an einzelligen positiv heliotropischen Organen (Vaucherienschläuchen und Nitellainternodien) zu studiren, da man hier den mechanisch einfachsten Fall vor sich hätte. — Bei den aus gespannten Gewebeschichten bestehenden Internodien der Phanorogamen fand Kraus eine geringere Schichtenspannung zwischen Mark und Rinde im étiolirten Zustand, ebenso geringere Verdickung, Verholzung und Cuticularisirung der Zellwände der durch das Mark passiv gedehnten Gewebeschichten; daraus folgt, dass diese letzteren dehnbarer sind als im normalen Internodium und also dem Verlängerungsstreben des Markes geringere Hindernisse entgegensetzen. Denkt man sich, dass auch bei einzelligen Schläuchen das Licht die Cuticularisirung und das Dickenwachsthum der Zellhaut steigert, so wird sie dem Drucke des Zellsaftes stärker widerstehen, weniger gedehnt werden und deshalb langsamer wachsen.

Aus den Veränderungen der Gewebespannung auf der convexen und concaven Seite positiv heliotropisch gekrümmter Internodien ist für die Mechanik der Lichtwirkung bei dem Wachsthum wenig zu errathen. Spaltet man ein solches der Länge nach so, dass die Lichtseife von der Schattenseite getrennt wird, so krümmt sich jene noch stärker concav, diese degegen wird weniger convex oder selbst etwas concav nach der Schattenseite hin. Mit anderen Worten: die Spannung äusserer und innerer Schichten auf der concaven (Licht-) Seite ist grösser als auf der convexen (Schattenseite). Allein dieses Verhalten findet sich gerade so bei den geotropisch aufwärts gekrümmten Internodien, den negativ heliotropischen Internodien, ebenso bei den gewundenen Ranken und kann im Grunde gar nicht anders sein.

b) Negativ heliotropische Organe[1]) sind bis jetzt nur in verhältnissmässig geringer Zahl bekannt. Von chlorophyllhaltigen sind zu nennen das hypocotyle Stengelglied des Keims von Viscum album, die älteren fast ausgewachsenen Internodien von Hedera Helix, Tropaeolum majus, die basalen Rankentheile von Vitis vinifera, Ampelopsis quinquefolia und Bignonia capreolata. Den für mich noch fraglichen negativen Heliotropismus der Marchantieen und Farnprothallien, sowie anderer auffallend bilateraler Organe übergehe ich einstweilen. Von nicht grünen Theilen sind als negativ heliotropisch vor Allem die Luftwurzeln der Aroideen und epidendrischen Orchideen[2]), besonders aber die, selbst für schwaches einseitiges Licht höchst empfindlichen Wurzeln von Chlorophytum Guayanum zu nennen. Ausserdem wird negativer Heliotropismus bei den Keimwurzeln von Cichoriaceen und Cruciferen u. a. angegeben; sicher constatirt wurde er bei Brassica napus und Sinapis alba in neuerer Zeit von Wolkoff. — Von einzelligen chlorophyllfreien Organen sind mit Sicherheit gegenwärtig nur die Wurzelhaare der Marchantia als negativ heliotropisch bekannt.

---

1) Knight philosoph. transact. 1812. p. 314. — Dutrochet mém. II. p. 6 ff. — Durand's und Payer's Angaben, vergl. meine Experm.-Physiol. 1865. p. 41.

2) Nach vielfältigen eigenen Beobachtungen und Angaben Anderer.

Die Bemerkung, dass eine Anzahl der chlorophyllfreien negativ heliotropischen Organe und vor Allem die höchst empfindlichen Wurzeln von Chlorophytum sehr durchscheinend sind, führte v. Wolkoff zu der Vermuthung, dass bei der cylindrischen, unten konisch zulaufenden Form derselben, die Strahlen so gebrochen werden könnten, dass sie auf der von der Lichtquelle abgewendeten Seite eine intensivere Beleuchtung des Gewebes erzeugen als auf der Lichtseite, dass also die Concavkrümmung auf der von der Lichtquelle abgewendeten Seite doch dem Wesen nach mit dem positiven Heliotropismus übereinstimmen würde.

In der That zeigen quer abgeschnittene Wurzelspitzen von der Seite beleuchtet und von oben gesehen die entsprechenden Lichtverhältnisse.

Es ist dabei jedoch nicht zu übersehen, dass die Spitzen auch solcher Wurzeln, die keineswegs entschieden negativ, eher positiv heliotropisch sind, wie die von Vicia Faba, die gleiche Erscheinung, wenn auch vielleicht in geringerem Grade zeigen. Ob es andererseits möglich ist, auch für die negativ heliotropischen, sehr dünnwandigen Wurzelhaare der Marchantia eine ähnliche Lichtbrechung vorauszusetzen, steht noch dahin; weitere Untersuchungen müssen vielmehr zeigen, ob die an sich glückliche Idee Wolkoffs haltbar ist oder nicht. Für die sehr wenig durchscheinenden älteren Internodien von Hedera Helix, die älteren unteren Partieen der obengenannten Ranken u. s. w. wird man das Vorhandensein einer wirksamen Brennlinie auf der Schattenseite schon deshalb nicht zulassen können, weil es offenbar darauf ankommt, dass diese intensiveres blaues und violettes Licht enthielte, was bei dem Chlorophyllgehalt der durchstrahlten Gewebe durchaus unwahrscheinlich ist. Dennoch erfolgt, wenigstens bei Hedera, die negativ heliotropische Krümmung grade so wie die der Wurzeln von Chlorophytum nur in stark brechbarem Licht (welches durch Lösung von Kupferoxydammoniak gegangen), nicht in gemischt gelben (hinter Kalibichromat). Wäre, wie Wolkoff früher annahm, die stärkere Ernährung, d. h. Anhäufung assimilirter Stoffe auf der Lichtseite die Ursache stärkeren Wachsthums bei dieser Kategorie von negativ heliotr. Organen, so müssten sie sich im minder brechbaren Licht (Roth, Orange, Gelb) viel stärker rückwärts krümmen als im stark brechbaren. Auch würde diese Annahme nicht erklären, warum dieselben Internodien, welche in früher Jugend entschieden positiv heliotropisch sind, erst später, wenn ihr Längenwachsthum fast aufhört, die entgegengesetzte Reaction gegen Licht zeigen.

Die noch nicht abgeschlossenen Beobachtungen v. Wolkoffs (im botan. Laborat. zu Würzburg) gestatten also einstweilen die Annahme, dass es zweierlei negativ heliotropische Organe giebt; zu der einen Art gehören die Wurzeln, bei denen die negat. heliotr. Krümmung nahe der Spitze an der Stelle erfolgt, wo das rascheste Wachsthum stattfindet; zu der anderen die erwähnten Internodien, wo die negativ hetiotr. Krümmung nur an älteren Theilen, deren Wachsthum im Erlöschen begriffen ist, sich einfindet, während die jungen, rasch wachsenden Theile positiv heliotropisch sind; dazu kommt als besondere Eigenthümlichkeit, dass die älteren Theile, nach vorausgegangener einseitiger Beleuchtung, auch im Finstern noch einige Zeit fortfahren sich so zu krümmen, dass die vorher beleuchtete Seite convex wird; diese Nachwirkung scheint bei den Organen der ersten Art, so wie bei positiv heliotropischen zu fehlen.

Man sieht, dass es sich hier um ungelöste Probleme handelt, und, Alles wohl erwogen, dürfte doch die Annahme, dass es zweierlei Zellen gebe, von denen die einen (posit. heliotr.) durch das Licht im Längenwachsthum gehindert, die anderen (negativ heliotr.) dadurch befördert werden, die einfachste, den Thatsachen am besten entsprechende sein; dieser Gegensatz darf um so weniger überraschen, da wir bei dem Verhalten wachsender Zellen zur Gravitation einen ganz ähnlichen und viel schärfer ausgesprochenen Gegensatz vorfinden.

§ 21. Wirkung der Gravitation auf das Längenwachsthum. Geotropismus) [1]. In § 10 wurde schon gezeigt, dass es die Massenanziehung der Erde, die Gravitation ist, welche (bei allseitig gleicher Beleuchtung oder im Finstern also bei Ausschluss des Heliotropismus) es veranlasst, dass gewisse Organe abwärts, andere aufwärts, noch andere schief zum Horizont sich richten; hier soll einstweilen nur von den grade auf- und abwärts gerichteten die Rede sein, da bei der schiefen Richtung noch andere Ursachen mitwirken.

Wie die Organe, je nach ihrer inneren Beschaffenheit, auf der der Lichtquelle zugekehrten Seite entweder langsamer oder rascher wachsen als auf der anderen, so veranlasst auch die Schwere je nach der Natur der Organe eine Beschleunigung oder Verlangsamung des Längenwachsthums auf der dem Erdcentrum zugekehrten Seite; Organe der zweiten Art nennt man dem entsprechend positiv, die der andern negativ geotropisch. Positiv geotropische Organe sind demnach solche, welche auf der Unterseite concav werden und ihre freie Spitze abwärts richten, wenn ihre Längsaxe in eine zum Erdradius schiefe Richtung gebracht oder horizontal gelegt wird; negativ geotropisch dagegen sind diejenigen, welche unter gleichen Bedingungen auf der Unterseite convex werden und dem entsprechend ihr freies Ende emporrichten, bis es senkrecht aufwärts steht.

Ob positiv geotropische Organe, wenn sie dem Einfluss der Schwere (ähnlich wie positiv heliotropische dem des Lichts) ganz entzogen werden, eine andere Geschwindigkeit des Wachsthums zeigen würden, als wenn die Schwere parallel der Wachsthumsaxe wirkt, ist noch nicht ermittelt; doch scheint es, als ob die Schwerkraft nur dann beschleunigend oder retardirend auf das Längenwachsthum einwirkte, wenn ihre Richtung (d. h. die Verticale des betreffenden Orts) die Längsaxe des Organs unter irgend einem Winkel schneidet und zwar um so mehr, je mehr sich der letztere einem Rechten nähert.

Eben so wenig wie der positive und negative Heliotropismus, hängt auch die Art des Geotropismus von der morphologischen Natur der Organe ab. Positiv geotropisch sind z. B. nicht nur alle Hauptwurzeln von phanerogamen Keimpflanzen, und die meisten aus Stämmen (Knollen, Zwiebeln, Rhizomen) hervorbrechenden Nebenwurzeln, sondern auch viele blätterbildende Seitensprosse, zumal solche, welche dazu bestimmt sind, Rhizome zu erzeugen, neue Zwiebeln zu bilden (Tulipa, Physalis, Polygonum und viele andere) und selbst Blattgebilde, wie die Cotyledonenscheiden von Allium, Phoenix und vielen anderen Monocotylen; zu den positiv geotropischen Organen sind auch die Lamellen und Röhren der Hymenien der Hutpilze zu rechnen. Entschieden negativ geotropisch sind dagegen alle aufrecht wachsenden (nicht bilateralen) Sprossaxen, Blattstiele und die Strünke vieler Hutpilze.

---

1) Knight philos. transact. 1806. T. I, p. 99—108 und übersetzt in Trewiranus Beiträge zur Pflanzen-Physiol. p. 191—206. — Johnson Edinburgh philos. journal 1828. p. 312 und Linnaea 1830. Bd. V, p. 145 im Lit.-Bericht. — Dutrochet ann. des sciences nat. 1833. p. 413. — Wigand, botan. Unters. Braunschweig 1854. p. 133. — Hofmeister in Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. III. p. 77. — Derselbe, bot. Zeitg. 1868. No. 16, 17 und 1869, No. 3—6. — Frank, Beiträge zur Pflanzen-Physiol. Leipzig 1868. p. 1. — Müller, bot. Zeitg. 1869 u. 1871. — Spescheneff, botan. Zeitg. 1870. p. 65. — Ciesielski, Unters. über die Abwärtskrümmung der W. Dissertation. Breslau 1871. — Sachs, Arb. des bot. Instit. in Würzburg 1872. Heft II. Abh. IV u. V und Exp.-Physiol. p. 505.

Sowie der Heliotropismus ist auch der Geotropismus verschiedener Organe graduell verschieden; sehr kräftig z. B. ist er bei den Hauptwurzeln der Keimpflanzen einer- bei den aufrechten Hauptstämmen überhaupt andererseits, viel schwächer bei denNebenwurzeln, welche aus Rhizomen, kletternden Stämmen u. dgl. entspringen; verschieden geotropisch sind die Nebenwurzeln erster und höherer Ordnung, welche aus den Hauptwurzeln der Keimpflanzen entspringen; überhaupt scheint es Regel, dass wenn aus einem senkrecht wachsenden, also entschieden geotropischen Organ, Seitengebilde gleicher Art entspringen, die Auszweigungen der ersten Ordnung weniger geotropisch sind und dann ebenso die weiteren Auszweigungen um so weniger, einer je höheren Ordnung sie angehören, wobei jedoch besondere Umstände Ausnahmen bewirken können; sehr deutlich tritt diese Abstufung bei den Wurzeln hervor; aus der entschieden positiv-geotropischen Hauptwurzel oder einer starken stammbürtigen Wurzel entspringen Nebenwurzeln der ersten Ordnung, deren Geotropismus viel schwächer ist, aus diesen aber geben Nebenwurzeln zweiter Ordnung hervor, die, wie es scheint, gar nicht mehr geotropisch sind und daher nach allen Richtungen, die sie ihrer Anlage nach zufällig haben, weiter wachsen [1]. Aehnlich wie für den Heliotropismus is es auch für den Geotropismus gleichgiltig, ob das betreffende Organ chlorophyllhaltig oder nicht, ob es aus Gewebemassen zusammen gesetzt oder nur aus einer längswachsenden Zelle oder aus einer einfachen Zellenreihe gebildet ist; in die letzte Kategorie z. B. gehören die positiv geotropischen Wurzelschläuche der Mucorineen, die negativ geotropischen Sporangienträger dieser und zahlreicher anderer Schimmelpilze; ebenso sind die Rhizoiden der Charen positiv, die Laubstengel derselben negativ heliotropisch, jene chlorophyllfrei, diese grün, beide aus einzelligen Gliedern gebildet. Ob und wie stark überhaupt ein Organ positiv und negativ geotropisch oder heliotropisch sei, hängt ganz und gar von der Bedeutung desselben für den Haushalt der Pflanze, also von seiner biologischen Aufgabe ab.

Bei dem merkwürdigen Umstand, dass es positiv und negativ heliotropische und geotropische Organe giebt, und bei manchen Aehnlichkeiten die der Heliotropismus mit dem Geotropismus noch sonst darbietet, könnte man sich die Frage vorlegen, ob nicht vielleicht alle positiv heliotropischen Organe zugleich einen bestimmten entweder positiven oder negativen Geotropismus haben und umgekehrt, ob also nicht vielleicht beide Eigenschaften in einer bestimmten Beziehung zu einander stehen; das scheint jedoch keineswegs der Fall: unter Hauptwurzeln, welche sämmtlich positiv geotropisch sind, finden sich solche mit positivem und solche mit negativem Heliotropismus; ferner sind die Luftwurzeln des Chlorophytum, der Aroideen und Orchideen sehr entschieden negativ heliotropisch, aber fast gar nicht geotropisch. Eine nothwendige Beziehung zwischen beiden Eigenschaften scheint also nicht zu bestehen.

---

1) Diess und manches Andere nach neuen von mir angestellten Untersuchungen, die ich demnächst in den »Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg« publiciren werde. — Da nicht geotropische Organe, wie die genannten Nebenwurzeln höherer Ordnung einfach in der Richtung ihrer Wachsthumsaxe, die bei der Anlage des Organs bereits morphologisch gegeben ist, fortwachsen, so darf aus der blossen Wachsthumsrichtung eines Organs auch nicht sofort auf seinen Geotropismus geschlossen werden; vielmehr entscheidet darüber erst die Erfahrung, ob das Organ, aus seiner ursprünglichen Richtung mit Gewalt herausgebracht, doch bestrebt ist, dieselben durch Krümmungen wieder zu gewinnen.

Es leuchtet ein, dass Organe, welche zugleich heliotropisch und geotropisch sind, und welche gleichzeitig bei schiefer Lage zum Horizont von oben oder von unten beleuchtet werden, in ihrem Wachsthum Veränderungen erleiden, die vom Licht und der Schwere zugleich abhängen; so kann z. B. die Aufwärtskrümmung eines horizontal gelegten Stengels, der von oben beleuchtet wird, gleichzeitig durch positiven Heliotropismus und durch negativen Geotropismus bedingt sein; dagegen wird ein aufrechter Stengel, der sich einer seitwärts liegenden Lichtquelle heliotropisch zugewendet, also eine nach unten concave Krümmung macht, vermöge seines negativen Geotropismus sich aufzurichten suchen, was er auch thut, wenn die einseitige Beleuchtung beseitigt wird; daher findet man Stengel, die am Abend positiv heliotropisch gekrümmt waren, Morgens gerade aufrecht stehend. Diese Verhältnisse sind natürlich in erster Linie zu berücksichtigen, wenn man Beobachtungen über den Heliotropismus und Geotropismus anstellt.

Wir sahen im vorigen Paragraphen, dass es bis jetzt nicht gelungen ist, sich eine klare Vorstellung davon zu machen, in welcher Weise das Licht bei heliotropischen Organen die Mechanik des Wachsthums beeinflusst; ebenso wenig sind wir gegenwärtig im Stande anzugeben, wie aus der Einwirkung der Erdanziehung eine Beschleunigung oder Verlängerung des Wachsthums der Zellhäute resultirt; ja es liessen sich die dort geltend gemachten Bedenken und Erwägungen hier mutatis mutandis wiederholen; ganz besonders aber ist hervorzuheben, dass das Protoplasma, wie es unter dem Reiz des Lichtes bestimmte Bewegungen ausführt, auch durch die Schwerkraft zu solchen veranlasst wird; so zeigte Rosanoff[1]), dass die Plasmodien von Aethalium septicum negativ geotropisch sind, indem sie unter dem Einfluss der Schwere an steilen, feuchten Wänden emporkriechen, unter dem der Centrifugalkraft sich nach dem Rotationscentrum hinwenden, also diejenigen Richtungen einschlagen, die man am allerwenigsten bei der scheinbar flüssigen Beschaffenheit derselben erwarten sollte. Es ist die Frage, ob es nicht auch Protoplasma giebt, welches sich in dieser Beziehung entgegengesetzt verhält, und bei der Abhängigkeit des Zellhautwachsthums von der Thätigkeit und wahrscheinlich auch der Lagerung des Protoplasma's in der Zelle, ist die Frage kaum von der Hand zu weisen, ob nicht vielleicht alle geotropischen Wirkungen zunächst dadurch veranlasst werden, dass das Protoplasma unter dem Einfluss der Schwere bestimmte Lagen in den Zellen annimmt, die dann das Längenwachsthum der Häute an der Unterseite beschleunigen oder befördern. Da hierüber jedoch nichts bekannt ist, richten wir unsere Aufmerksamkeit allein auf das Wachsthum der Zellhäute, indem wir unentschieden lassen, ob die Schwere unmittelbar oder mittelbar darauf einwirkt.

Um nun dem Anfänger das Problem klar zu machen[2]), um welches es sich bei dem Einfluss der Schwere auf das Längenwachsthum der Zellhäute handelt, betrachten wir als einfachstes Beispiel einen einzelligen Schlauch (wie wir ihn bei den Vaucherien finden), dessen Hinterende sich als Wurzel mit positivem,

---

1) Rosanoff: de l'influence de l'attraction terrestre sur la dinction des plasmodia des Myxomycétes (même de la société imperiale des sc. de Cherbourg). T. XIV.

2) Die Aeusserungen Duchartre's über den Geotropismus in seinen observations sur le retournement des champignons Comptes rendus 1870. T. LXX, p. 781 zeigen, dass er sich die Frage offenbar nicht klar gemacht hat.

dessen Vorderende sich als Stengel mit negativem Geotropismus ausbildet. Fig. *A* mag diess versinnlichen, indem wir aunehmen, der ganze Schlauch sei anfangs in verticaler Richtung auf- resp. abwärts gerade gewachsen, dann aber horizontal gelegt worden, wie die schwach liniirte Fig. bei *S* und *W* zeigt. Nach

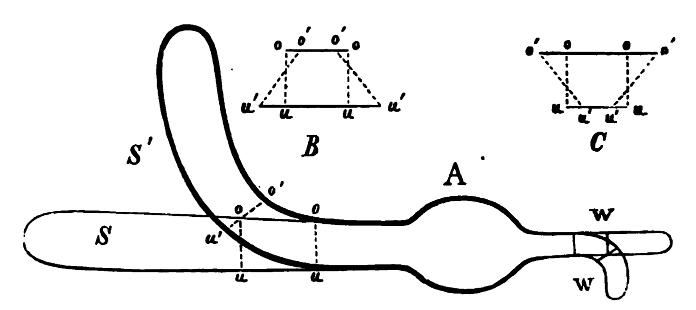


Fig. 452. Schema für die geotropische Auf- und Abwärtskrümmung.

einiger Zeit würde nun der Wurzelschlauch die Krümmung abwärts, wie *W'*, der Theil *S* dagegen die Aufwärtskrümmuug wie *S'* zeigen. Es leuchtet von selbst ein, dass jede dieser Krümmungen nur dadurch zu Stande kommen kann, dass das im aufrechten Stand allseitig gleiche Wachsthum jetzt ungleich auf Ober- und Unterseite geworden ist, dass in beiden Fällen die convexe Seite relativ rascher als die concave gewachsen ist.

Uebertragen wir nun meine Ergebnisse an aufwärts gekrümmten Internodien und Grasknoten (l. c.) auf unseren einfachen Schlauch, so ist das Wachsthum bei dem aufwärts gekrümmten Theil auf der convexen Unterseite auch rascher, auf der Oberseite langsamer, als wenn er gerade aufwärts gewachsen wäre; ebenso dürfen wir nach Ciesielski's Messungen an Wurzeln annehmen, dass bei dem abwärts gekrümmten Schlauch das Wachsthum der convexen Oberseite stärker, das der concaven Unterseite langsamer gewesen ist, als wenn die gekrümmte Stelle in verticaler Stellung weiter gewachsen wäre; d. h. also, bei dem horizontal gelegten Schlauch wird an dem positiv geotropischen Theil das Wachsthum auf der oberen, an dem negativ geotropischen Theil auf der unteren Seite beschleunigt, auf der Gegenseite jedesmal verlangsamt.

Nehmen wir also an, in Fig. *B* hätte eine Querscheibe des Schlauches *S* in aufrechter Stellung desselben in bestimmter Zeit die beiden Wandseiten zu den gleichen Längen *oo* und *uu* verlängert und wäre dabei gerade geblieben; hätte der Schlauch jedoch während derselben Zeit horizontal gelegen, so würde die Unterseite die grössere Länge *u'u'*, die Oberseite die kleinere Länge *o'o'* erreicht haben, und das Stück hätte sich dem entsprechend krümmen müssen.

Gerade das Entgegengesetzte würden wir, wie *C* zeigt, gefunden haben, wenn das betrachtete wachsende Stück dem Schlauche *W* angehörte.

Man denke sich nun ferner diesen einfachen Schlauch *A* überall durch Längs- und Quertheilungen in einen aus vielen Zellenschichten bestehenden Gewebekörper zerlegt, oder man denke sich, was hier auf dasselbe hinausläuft, statt des ...ches *S* einen Keimstengel, statt des Theiles *W* eine Keimwurzel, so würde ... Beobachtungen zeigen, an jeder Zelle der wachsenden Regionen dasselbe

stattfinden, was wir hier an dem Schlauch betrachtet haben; innerhalb *S* würde jede Zelle auf der Unterseite stärker, auf der Oberseite schwächer gewachsen sein als im aufrechten Stand, innerhalb *W* wäre es umgekehrt; wir würden finden, dass in *S* bei jeder weiter unten liegenden Zelle die Unterseite sowohl wie die Oberseite länger ist als bei jeder höher[1]) liegenden Zelle, umgekehrt bei *W*; d. h. jede einzelne Zelle eines geotropisch gekrümmten Theils verhält sich so, wie wenn man diesen (anfangs gerade gedacht) oben und unten festhielte und dann böge. Der Anfänger wird sich diess noch klarer machen können, wenn er in dem durch *A* gegebenen Umriss der gekrümmten Theile Längslinien parallel mit den geraden und den gekrümmten Contouren zieht, dann aber in dem geraden Stück einfach durch rechtwinkelig kreuzende Parallelen die Querwände der Zellen andeutet, während er innerhalb des gekrümmten Theils die Querwände durch Linien bezeichnet, welche den Krümmungsradien entsprechen. Dem entspechend nämlich, wenn auch mit vielen Unregelmässigkeiten, verhalten sich die Zellen auf Längsschnitten durch geotropisch gekrümmte Grasknoten und Wurzeln.

Erst wenn man sich auf diese Weise die Thatsache, um die es sich bei dem Geotropismus betreffs des Zellhautwachsthums handelt, klar gemacht, kann man zu der Frage übergehen, warum, d. h. durch welche Einwirkung der Schwere diese Verschiedenheiten des Wachsthums auf der Ober- und Unterseite jeder horizontal gelegten Zelle eines geotropischen Organs veranlasst werden. Die Antwort auf diese Frage ist aber bis jetzt, gerade so wie bei dem Heliotropismus, auf den das dargelegte Schema mutatis mutandis ebenfalls passen würde, unbekannt.

Die von Hofmeister aufgestellte, auch von mir längere Zeit getheilte Ansicht, dass der positive Geotropismus nur bei solchen Organen und an solchen Stellen derselben vorkomme, welche der Gewebespannung (Schichtenspannung) entbehren, während die mit starken Schichtenspannungen ausgestatteten Organe negativ geotropisch sind, beruht auf unvollständiger Induction; denn einerseits entbehren die der Abwärtskrümmung fähigen Stellen der Keimwurzeln (wie ich anderwärts zeigen werde) nicht ganz der Spannung zwischen Rinde und axilem Strang, andererseits aber sind bei den Grasknoten, obwohl sie im höchsten Grade negativ geotropisch sind, keine oder nur sehr geringe Schichtenspannungen vorhanden; ja bei den ebenfalls negativ geotropischen Bewegungspolstern der Blattstiele von Phaseolus (meine Exper.-Physiol. p. 105) ist die Spannung zwischen Rinde und axilem Strang dem Sinne nach eine ähnliche wie bei den positiv geotropischen Wurzeln, aber äusserst intensiv. Wenn somit auch die Gewebespannung und ihre Veränderung durch den Einfluss der Schwere nicht als die Ursache der Aufwärtskrümmung betrachtet werden darf, so darf man doch annehmen, dass die aufrecht wachsenden Organe von der starken Gewebespannung insofern Nutzen ziehen, als dieselbe ihre Steifheit und Elasticität erhöht, sie also geschickter macht für den aufrechten Stand, was bei den abwärts wachsenden Organen ganz unnöthig ist. In besonders auffallender Weise tritt die Bedeutung der Steifheit und Elasticität für die Möglichkeit der Aufrichtung negativ geotropischer Organe, z. B. bei den nickenden Stielen vieler Blüthenknospen und Blüthen, hervor, bei denen das Streben, sich aufwärts zu krümmen, nicht in die

---

1) Nämlich unten und oben im Sinne des Erd-Radius oder des Pendels.

Erscheinung treten kann, weil die Last der Blüthe hinreicht, den Stiel abwärts zu biegen. Schneidet man die Blüthenknospen in solchen Fällen ab, so richtet sich der Stiel (wie de Vries in Arb. des bot. Instit. Würzburg II, p. 229 zeigte) durch stärkeres Wachsthum der Unterseite gerade aufwärts; so z. B. bei Clematis integrifolia, Papaver pilosum und dubium, Geum nivale, Anemone pratensis u. a. Die vorhandene Gewebespannung derartiger Stiele reicht eben nicht hin, ihnen die nöthige Steifheit zu geben, damit sie vermöge ihrer geotropischen Aufwärtskrümmung die überhängende Last der Blüthe bewältigen, vielmehr überwältigt diese das Streben, sich auf der Unterseite convex zu krümmen, was sofort in Action tritt, wenn die Last beseitigt wird. Aehnlich ist es bei sehr langen und nicht hinreichend steifen Sprossen, wie denen der Trauerweide, der Traueresche u. dgl.

Da die geotropischen Krümmungen ebenso wie die heliotropischen nur während des Längenwachsthums eintreten [1], so ist die Lage der krümmungsfähigen Stellen bei verschiedenen Organen im Voraus bekannt, wenn man den Gang ihres Wachsthums kennt (§ 17), und umgekehrt kann man nach dieser Regel aus der Krümmung auch den Ort des zu dieser Zeit statthabenden Wachsthum erkennen.

Aus Ursachen, auf die wir hier nicht näher eingehen wollen, ist die Krümmung gewöhnlich nicht kreisbogenförmig, sondern es findet sich an aufwärts- wie abwärts gekrümmten Organen von grösserer Länge eine Stelle, wo die Krümmung am stärksten, d. h. wo der Krümmungsradius am kleinsten ist; vor und hinter dieser Stelle ist die Krümmung geringer, d. h. die Krümmungsradien sind grösser. Es scheint nun, nach allem bisher Bekannten, dass bei horizontal gelegten Organen die stärkste Krümmung immer an den Ort fällt, wo das Längenwachsthum soeben am raschesten ist. Da nun bei den aufrechten Stengeln ein beträchtlich langes Stück (oft 20 und mehr ctm. lang) im Wachsthum begriffen ist, so zeigen sie bei der Aufrichtung aus horizontaler Lage einen langen und weit geöffneten Bogen, dessen Krümmungsmaximum von der Stengelspitze weit abliegt; die Hauptwurzeln dagegen wachsen nur an einer einige Millimeter langen Strecke hinter der Spitze, das Maximum des Zuwachses liegt meist 2—3 Millim. hinter der Spitze, und hier, also sehr nahe dem Ende des Organs, erfolgt die stärkste Krümmung, und bei horizontaler Lage ist diese eine sehr kräftige, d. h. der Krümmungsradius ein sehr kleiner (nur einige Millimeter lang). Es ist leicht ersichtlich, dass es zumal den Wurzeln im Boden sehr zu statten kommt, wenn ihre Krümmung nahe hinter der Spitze kräftig erfolgt, während es für die Aufrichtung der Stengel mechanisch zweckmässig ist, dass sie sich in grösseren, flacheren Bogen krümmen; die artikulirten Halme der Grässer vertheilen die Arbeit der Aufrichtung auf 2—3 Knoten, deren jeder einen Theil der Krümmung übernimmt, bis der Halm wieder aufrecht steht.

Knight, der Entdecker der Thatsache, dass es die Schwerkraft ist, welche die geotropischen Krümmungen veranlasst, dachte sich die Aufwärtskrümmung des Stengels dadurch verursacht, dass die Nahrungsstoffe sich auf der Unterseite stärker ansammeln und ein kräftigeres Wachsthum bedingen; Hofmeister, der die Beziehungen der Gewebespannung zu

1) Es ist zu beachten, dass manche in normaler Stellung ausgewachsene Organe, wenn sie horizontal gelegt werden, dann zu wachsen beginnen, wie die Knoten der Gräser und die Bewegungspolster von Phaseolus.

den verschiedenen Krümmungen von Pflanzentheilen in den Vordergrund stellte, lässt die Wirkung der Schwere bei der Aufwärtskrümmung zunächst in einer Steigerung der Dehnbarkeit der passiv gedehnten Gewebe auf der Unterseite sich geltend machen. Ich hob dagegen hervor, dass das Wachsthum der Unterseite horizontalgelegter, der Aufwärtskrümmung fähiger Organe, beschleunigt, das der Oberseite verlangsamt wird; ob dies nun durch eine entsprechende Vertheilnug der Nährstoffe oder durch Aenderung der Dehnbarkeit der passiven Schichten oder sonst wie vermittelt wird, lasse ich einstweilen dahingestellt.

Die Abwärtskrümmung der Keimwurzeln erklärte Knight in ziemlich unklarer Weise aus der Weichheit und Biegsamkeit der wachsenden Spitze, eine Ansicht, die in schärferer und mehr durchdachter Form von Hofmeister adoptirt und auch von mir längere Zeit gebilligt wurde. Wir nahmen dabei an, das Gewebe der wachsenden Wurzeln sei einem zähen Teig vergleichbar, der unter dem Zug seines eigenen Gewichts am freien nicht unterstützten Ende sich abwärts zu krümmen suche; ich dachte mir die Sache so, dass durch das Uebergewicht der freien Spitze eine Zerrung auf die wachsenden Zellhäute der krümmungsfähigen Stelle der Oberseite geübt würde, durch welche das Wachsthum, die Einlagerung auf dieser Seite beschleunigt werde, während das Entgegengesetzte auf der Unterseite eintreten müsse, und ich glaube, dass Hofmeister sich den Vorgang ähnlich vorstellte. Frank traf daher den Nagel nicht auf den Kopf, als er geltend machte und betonte, dass die Abwärtskrümmung der Wurzelspitze auf »Wachsthum« und zwar auf relativ stärkerem der Oberseite beruhe; das glaubten wir ja auch. Es kam vielmehr darauf an, zu sagen, warum das Wachsthum auf der Oberseite stärker als auf der Unterseite einer horizontal gelegten Wurzelspitze sei. Recht hatte dagegen Frank zu betonen, dass unsere Vorstellung unhaltbar sei, weil, wie schon Johnson gezeigt, die Wurzelspitze auch dann sich abwärts wendet, wenn ihr eigenes Gewicht durch ein gleiches oder grösseres contrebalancirt wird, und weil dem entsprechend die Wurzelspitze auch auf einer horizontalen festen Unterlage ruhend diejenigen Wachsthumserscheinungen zeigt, durch welche die Spitze nach unten gerichtet wird. Frank's und später Müller's Darlegungen waren jedoch in den entscheidenden Punkten unzulänglich. Wenn ich jetzt die von mir früher in der Hauptsache getheilte Hofmeister'sche Ansicht aufgebe, so geschieht das in Folge umfassender Untersuchungen über das Längenwachsthum der Wurzeln überhaupt und ihrer geotropischen Krümmung im Besonderen; hier würde es viel zu weit führen, wollte ich die Gründe für und wider die angedeuteten Theorieen darlegen, ebensowenig wäre es erspriesslich auf die Deutung einzelner Erscheinungen einzugehen, wie z. B. des Eindringens der Wurzeln in Quecksilber bis zu 2—3 Ctm. Tiefe, gleichgültig, ob sie dasselbe schief oder vertical treffen.[1]

Mir scheint, dass eine Theorie des Geotropismus nur dann befriedigend ausfällt, wenn sie im Stande ist, gleichzeitig den positiven und den negativen zu erklären; zu zeigen, warum dieselbe äussere Ursache bei ganz ähnlich gebauten Zellen und Organen entgegengesetzte Wirkung, Beschleunigung oder Verlangsamung des Wachsthums auf der Unterseite, das Gegentheil auf der Oberseite hervorbringt.

Wenn viele Organe in horizontaler oder schiefer Richtung wachsen, ohne sich weder abwärts noch aufwärts zu krümmen, so kann das darauf beruhen, dass sie überhaupt nicht geotropisch sind und einfach in der Richtung ihrer ersten Anlage grade fortwachsen, wie die Nebenwurzeln höherer Ordnung, die aus ihren Mutterwurzeln auf der Unterseite entspringend abwärts, aus der Oberseite entspringend aufwärts, aus den Flanken entspringend horizontal oder je nach der Lage ihrer Mutterwurzel auch schief und grade fort wachsen. Hieraus ist unter Anderem die auffallende von mir (*l, c*) beschriebene Erscheinung zurückzuführen, dass Pflanzen, welche in gleichmässig feuchtem Boden wachsen, gern

1) Vergl. Pinot und Mulder, Ann. des sc. nat. 1829. Bd. XVII, p. 94 und Bydragen for de natuurkund. Wetensch. 1829. Vol. VI, p. 429. — Ferner Spescheneff (bot. Zeitg. 1870. No. 5), dessen Angaben ich in der Hauptsache durch zahlreiche eigene Versuche bestätigen kann.

zahlreiche feine Wurzeln aus diesem mit der Spitze aufwärts hervortreten lassen; es sind eben Nebenwurzeln 2. und 3. Ordnung, welche auf der Oberseite horizontaler oder schiefer Mutterwurzeln entspringend, gradeaus aufwärts wachsen, ohne geotropisch zu sein; ist der Boden freiem Luftzutritt ausgesetzt, so ist seine Oberfläche oft trocken, und die feinen aufstrebenden Wurzeln sterben ab, wie ich mich bei Culturen in Glasgefässen, die mit Erde gefüllt sind, überzeugte.

Aber auch geotropische Organe können schief oder horizontal wachsen, weil andere Ursachen ihren Heliotropismus überwiegen oder ihm entgegenwirken. Unter diesen Ursachen ist eine der gewöhnlichsten die bilaterale Structur, welche es bewirkt, dass das Organ auf einer Seite aus inneren Ursachen kräftiger wächst; da ich im nächsten Paragraphen darauf zurückkomme, sei hier nur ein Beispiel erwähnt: die Nebenwurzeln erster Ordnung von Keimpflanzen in gleichmässig feuchtem Boden treten nicht selten schief über die Erdoberfläche hervor; ich habe mich überzeugt, dass diese in den beobachteten Fällen (z. B. Vicia Faba) auf einem vom Geotropismus ganz unabhängigen stärkeren Wachsthum der Unterseite dieser Nebenwurzeln beruht, vermöge dessen sie immer in einem flachen, aufwärts geöffneten Bogen fortwachsen. Aber auch äussere Ursachen können den selbst sehr ausgesprochenen Geotropismus entgegenwirken; so zeigten schon Knight und Johnson, was ich kürzlich ausführlicher beschrieben habe, dass stark positiv geotropische Hauptwurzeln ebenso wie ihre Nebenwurzeln in mässig feuchter Luft wachsend von ihrer senkrechten resp. schiefen Richtung abgelenkt werden, wenn sich in ihrer Nähe eine feuchte Oberfläche befindet; unter diesen Umständen entsteht an der sonst die Abwärtskrümmung vermittelnden Region hinter der Spitze eine Krümmung concav gegen die feuchte Fläche, wodurch die Spitze zu dieser hingeführt wird, um in den feuchteren Körper einzudringen oder an ihn angeschmiegt hinzuwachsen. Zur Demonstration dieser Erscheinung eignet sich besonders der in Fig. 453 im Längsschnitt dargestellte Apparat. Er besteht aus einem Zinkrahmen *aa*, der unten mit weitmaschigem Tüll überspannt, ein schief hängendes Sieb darstellt, welches mit feuchten Sägspänen *ff* gefüllt ist; in diesem keimen die Samen *ggg*, deren Wurzeln anfangs innerhalb der Sägspäne senkrecht abwärts wachsen. Tritt dann die Wurzelspitze durch eine Masche in die nicht allzu trockene Luft, so wendet sie sich nach der feuchten Unterfläche hin ($h - m$), wobei offenbar der Geotropismus überwunden wird.

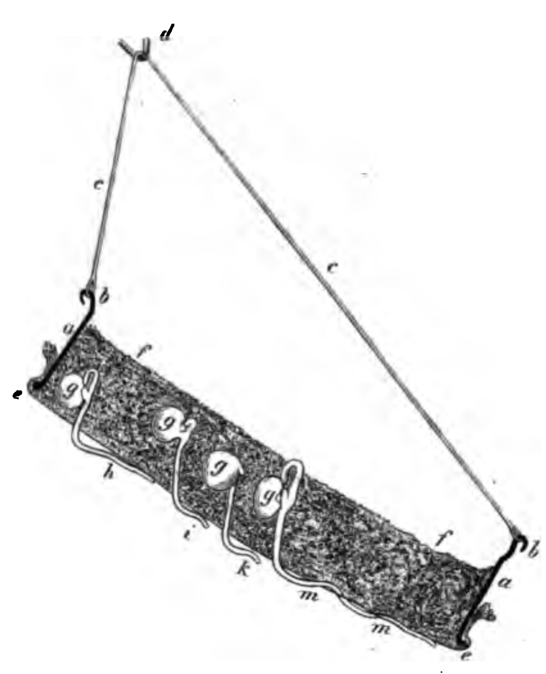


Fig. 453.

§ 22. Ungleichseitiges Längenwachsthum[1]). Unsere Betrachtungen [bez]ogen sich bisher fast ausschliesslich auf das Wachsthum solcher Organe, welche

1) B. Frank: Die natürliche wagerechte Richtung von Pflanzentheilen u. s. w. (Leipzig ... Widerlegt wurden die in Frank's Abhandlung ausgesprochenen Ansichten von

wie die aufrechten Stengel und die abwärts wachsenden Wurzeln allseitig gleichartig gebaut, im Sinne unserer früheren Definition (I. Buch, § 274) multilateral oder polysymmetrisch sind. Derartige Organe bieten der Darstellung des Wachsthum den einfachsten Fall dar, insofern alle Seiten gleiche Wachsthumsverhältnisse zeigen; sie bilden aber die sehr untergeordnete Minderzahl, da nicht nur viele Hauptstämme, wie die der Lebermoose, Rhizocarpeen und Selaginellen, sondern auch die allermeisten Seitensprosse anfrechter Stämme und alle Blätter entschieden bilateral organisirt sind, d. h. auf der einen Seite ihrer Wachsthumsaxe andere Eigenschaften als auf der Gegenseite besitzen. Mit dieser bilateralen Organisation ist auch gewöhnlich eine Verschiedenheit des Längenwachsthums der beiden ungleichen Seiten verbunden, wodurch Krümmungen und durch diese Bewegungen der freien Spitze erzeugt werden; auch müssen die beiden ungleichen Seiten bilateraler Organe auf äussere Einflüsse, die das Längenwachsthum verändern, wie auf Licht, Schwere und Druck verschieden reagiren. Wir lassen hier die Frage ungelöst, durch welche Ursachen in jedem einzelnen Fall die Bilateralität hervorgerufen wird; nur nebenbei mag darauf hingewiesen werden, dass die Bilateralität seitlicher Organe, wie schon in § 27 [I. Buch] gezeigt wurde, wahrscheinlich immer durch innere Ursachen hervorgerufen wird, von der Einwirkung äusserer Ursachen unabhängig ist. Im Allgemeinen geht dieses schon daraus hervor, dass die Medianebene bilateraler Seitenorgane immer eine ganz bestimmte geometrische Beziehung zum erzeugenden Axengebilde erkennen lässt, dass ferner auch im Finstern und bei langsamer Rotation um horizontale Axe, wo die Einwirkung der Schwere nicht zur Geltung kommt, die Bilateralität und ihre Beziehung zum erzeugenden Organ dieselbe bleibt.

Bevor wir jedoch zur Betrachtung des Längenwachsthums bilateraler Organe übergehen, muss hervorgehoben werden, dass auch bei den multilateralen aufrechten Stengeln und senkrecht abwärts wachsenden Wurzeln das Wachsthum nicht immer auf allen Seiten der Längsaxe gleichschnell und gleichartig fortschreitet; es ist vielmehr eine gewöhnliche Erscheinung, dass bald die eine bald die andere Seite der im Wachsen begriffenen Stelle des Organs sich rascher als die anderen Seiten verlängert, dass somit Krümmungen entstehen, deren Convexität jedesmal die soeben rascher wachsende Seite bezeichnet; wächst dann eine andere Seite rascher, so wird diese convex, die Richtung der Krümmung eine andere. Derartige, durch ungleiches Längenwachsthum verschiedener Seiten eines Organs bewirkte Krümmungen sollen ganz allgemein als Nutationen bezeichnet werden. Sie pflegen besonders bei sehr beschleunigtem Längenwachsthume, also bei lang gestreckten Organen, bei hoher Temperatur und im Finstern oder bei geringer Beleuchtung deutlich hervorzutreten.

Sind es zwei einander gegenüberliegende Seiten des Organs, welche abwechselnd rascher und langsamer sich verlängern, so werden hin- und hergehende Krümmungen entstehen, das Organ wird z. B. zu einer Zeit nach links gekrümmt sein, sich dann gerade aufrichten, um sich dann nach der rechten Seite hinüber zu krümmen, wie es z. B. die langen Blüthenschäfte von Allium Porum thun, die sich dann bei beendigtem Wachsthum grade aufrichten. Viel häufiger ist, dass

---

Hugo de Vries im zweiten Heft der Arbeiten des botan. Instituts in Würzburg 1871, p. 223 ff. Man vergl. auch Hofmeister: Allgemeine Morphologie der Gewächse (Leipzig 1868) § 23, 24.

aufwärts wachsende Stengel ihren am gekrümmten, wachsenden Theil überhängenden Gipfel im Kreis oder in einer Ellipse herumführen, indem das stärkere Längenwachsthum nach und nach die Wachsthumsaxe gewissermaassen umläuft; ist es z. B. zu einer Zeit die Nordseite, welche am raschesten wächst, so geschieht diess später auf der West-, dann auf der Süd-, endlich auf der Ostseite, um dann wieder auf die Nordseite überzugehen, oder in umgekehrter Reihenfolge. Mann kann diese Art von Nutation als die **rotirende**, oder auch als **revolutive Bewegung** bezeichnen. Da der Gipfel vermöge der Verlängerung der ihn tragenden Theile während der Nutation immer höher steigt, so beschreibt er seine revolutive Bewegung nicht in einer Ebene, sondern aufsteigend in einer Schraubenlinie. Diese Form der Nutation findet sich bei vielen Blüthenstengeln vor der Entfaltung der Blüthen, z. B. bei denen von Brassica Napus, wo die Bewegung mit dem Aufhören der Verlängerung erlischt, und der Stamm endlich gerade aufrecht stehen bleibt; ganz allgemein ist die revolutive Nutation bei den schlingenden Stengeln und bei fast allen aufrechten Stengeln, welche Ranken tragen; aber auch die bilateralen Ranken selbst machen zu der Zeit, wo sie im Stande sind eine Stütze zu ergreifen, revolutive Bewegungen.

Bei den bilateralen Seitenorganen pflegt die Nutation nicht oder nur in untergeordneter Weise (Ranken) als revolutive Bewegung aufzutreten; vielmehr wächst gewöhnlich zuerst die Aussen- oder Rückseite stärker, so dass das Organ dem erzeugenden Axengebilde concav zugekrümmt ist, worauf die Innenseise stärker zu wachsen beginnt, so dass das Organ sich gerade streckt oder selbst auf der Rückseite concav wird. So ist es bei allen kräftiger entwickelten Laubblättern, sehr auffallend bei denen der Farne, die anfangs nach der Axe hin eingerollt sind, sich dann aufrollen, oft nach rückwärts überneigen, um dann endlich gerade zu werden. Ebenso verhalten sich die Ranken der Cucurbitaceen, die Anfangs ebenfalls nach innen eingerollt, dann gerade sind, sich aber endlich rückwärts zusammenrollen; andere Ranken sind Anfangs gerade oder nach innen nur wenig concav, wie Blätter in der Knospenlage, rollen sich aber später oft ebenfalls rückwärts zusammen. Sehr häufig und leicht zu beobachten sind Nutationsbewegungen bei Staubgefässen mit langen Filamenten, sowie bei langen Griffeln, jene z. B. bei Tropaeolum majus, Dictamnus Frasinella (Fig. 454) Parnassia palustris u. a., diese bei Nigella sativa u. s. w. Sie treten hier zur Zeit der Geschlechtsreife auf und dienen dazu, den Narben und Antheren diejenigen Stellungen zu geben, welche zur Uebertragung des Pollens durch Insecten von einer Blüthe auf die andere geeignet sind [vergl. unten über Sexualität]. Die meisten Seitensprosse verhalten sich den gewöhnlichen Blättern ähnlich, in dem sie Anfangs auf der Aussenseite nur so stark wachsen, dass sie der Hauptaxe (in der Knospenlage



Fig. 454. Nutation der Staubfäden von Dictamnus Fraxinella; die mit noch nicht geöffneten Antheren sind abwärts, die mit geöffneten aufwärts gekrümmt.

angedrückt sind, später aber auf der Innenseite, um sich gerade zu strecken und unter einem grösseren Winkel vom Muttерspross abzustehen.

Diese Nutationsbewegungen bilateraler Seitenorgane finden meist in einer Ebene statt, welche mit der Medianebene des betreffenden Organs zusammenfällt. So lange das Organ auf der Rückenseite stärker wächst, kann es nach der von de Vries eingeführten Nomenclatur als hyponastisch, später, wo es auf der Innenseite (späteren Oberseite) sich kräftiger verlängert, als epinastisch bezeichnet werden. Da in späteren Entwicklungsstadien eines Organs das Wachsthum an gewissen Stellen erlischt, von diesen ausgehend aber verschiedene Wachsthumszustände vorhanden sind, bis endlich das Wachsthum überall aufhört, so leuchtet ein, dass sich an demselben Organe neben ausgewachsenen, nicht mehr nutirenden Stellen, solche mit hyponastischem, andere mit epinastischem Wachsthum finden können, bis endlich die Nutation mit dem Wachsthum ganz erlischt (z. B. Farnblätter).

Zu den bilateralen Gebilden mit Nutation in einer Ebene gehören merkwürdigerweise auch die Keimpflanzen der Dicotylen, obwohl ihr Stamm und ihre Hauptwurzel später multilateral wird und vertical wächst. Die Dicotylenkeime bringen ihren aufrecht wachsenden Stengel mit hängender oder nickender Knospe über die Erde; diese meist sehr scharfe Krümmung ist bei der Keimung auch dann vorhanden, wenn sie ausser der Erde und wenn sie in einem um horizontale Axe langsam rotirenden Recipienten erfolgt; sie ist unabhängig vom Licht und der Gravitation, eine reine Nutationskrümmung. Die älteren aus der Krümmung hervortretenden Querscheiben des Stengels aber werden grade; in dem Maass, wie der Keimstengel sich verlängert, verlängert sich der gerade Theil, der oben die nickende Knospe trägt. Erfolgt die Keimung bei schwachem Licht oder noch besser im langsam rotirenden Recipienten, so tritt an dem älteren Keimstengel auf der Seite, die Anfangs concav war, ein stärkeres Längenwachsthum ein, wodurch er auf dieser Seite convex wird; der ältere uud jüngere Theil des Keimstengels bilden daher zusammen ein *S* (so bei Phaseolus, Vicia Faba, Polygonum Fagopyrum, Cruciferen). Aber auch die Hauptwurzel der Dicotylenkeime bekundet eine Neigung zur Bilateralität, insofern sie, bei langsamer Rotation um horizontale Axe sich entwickelnd, selten gerade fortwächst, sondern sich nach hinten oder vorn concav krümmt, zu weilen sogar sich einrollt. Diese und andere Nutationen kommen bei Entwickelung unter normalen Verhältnissen nicht deutlich zur Anschauung, weil das Wachsthum des Keimstengels durch das Licht verlangsamt, die Krümmungen des Stengels wie der Wurzel durch den Geotropismus verhindert werden.

Die Kenntniss der verschiedenen Wachsthumsfähigkeit bilateraler Organe auf ihrer Hinter- und Vorderseite ist die Basis für das Verständniss der Thatsache, dass die Blätter, Seitensprosse, manche Nebenwurzeln, obgleich sie heliotropisch und geotropisch sind, doch bestimmte Lagen gegen den Horizont annehmen, ohne aber senkrecht aufwärts oder abwärts zu wachsen. Wenn multilaterale Hauptstengel und Hauptwurzeln vertical wachsen, so liegt die Ursache wesentlich darin, dass ihr Längenwachsthum allerseits von der Wachsthumsaxe gleichartig ist; die verschiedenen Seiten des Organs halten einander das Gleichgewicht. Iede Ablenkung von der verticalen Stellung nach rechts, links, hinten oder vorn wird durch den Geotropismus ausgeglichen, der wachende Theil krümmt sich so lange, bis der freie Gipfel senkrecht steht, in welcher Stellung die Gravitationswirkung wieder allseitig die gleiche ist. Ebenso wirkt bei solchen Organen das Licht auf jeder

Seite gleich stark; wird daher die eine Seite von stärkerem Licht getroffen, so erfolgt die entsprechende heliotropische Krümmung, die endlich den freien beweglichen Theil in eine Lage bringt, wo alle Seiten desselben wieder gleich stark beleuchtet sind, also auch gleichmässig, ohne fernere Krümmung wachsen. Nicht so ist es bei den bilateralen Organen, deren Vorder- und Hinterseite an sich schon verschiedene Wachsthumsfähigkeit besitzen, die daher ihre stärker wachsende Seite convex zu krümmen suchen; ist nun die Epinastie oder die Hyponastie sehr stark, so wird die dadurch bewirkte Krümmung auch trotz der entgegengesetzten Einwirkung von Schwere und Licht eintreten, auch wenn die betreffenden Organe wirklich geotropisch und heliotropisch sind. Horizontal oder schief gegen den Horizont wachsende dürfen also nicht ohne Weiteres als solche betrachtet werden, die den Geotropismus und Heliotropismus entbehren, noch weniger ist nöthig, bei ihnen besondere und ganz abweichende Beziehungen zu Licht und Schwere vorauszusetzen; es genügt vielmehr, wie Hugo de Vries ausführlich gezeigt hat, dass Licht und Schwere in gewöhnlicher Weise auf das Wachsthum bilateraler Organe einwirken, um ihre Wachsthumsrichtungen begreiflich zu finden, wenn man nur beachtet, dass ihr Heliotropismus und Geotropismus sich mit der Epinastie oder Hyponastie combiniren und so Stellungen der Organe bewirken müssen, welche als Resultirende dieser verschiedenen Kräfte zu betrachten sind; ausserdem kommt aber auch noch das Gewicht der überhängenden Theile in Betracht, welches immer dahin strebt, dem seitwärts gerichteten Organe eine mehr horizontale oder selbst abwärts gehende Richtung zu geben, was in desto höherem Grade geschehen muss, je geringer die Biegungselasticität desselben ist. Wenn grosse Laubblätter schiefe oder horizontale Lagen annehmen, so geschieht dies, weil sie während der Entfaltung vermöge ihrer Epinastie, sich rückwärts concav zu krümmen suchen, während ihr positiver Heliotropismus sie nach vorn concav zu krümmen sucht; die Resultirende ist demnach eine mehr oder minder flache Ausbreitung des Blattes, deren Lage davon abhängt, wie gross das Gewicht der Lamina im Verhältniss zur Biegsamkeit des Stiels und der Mittelrippe ist. Aehnlich verhalten sich die horizontalen oder schiefen Seitensprossen, bei denen jedoch der grösseren Masse überhängender Theile oft durch Hyponastie der Axe entgegengearbeitet wird (Prunus avium, Ulmus campestris, Corylus Avellana, Picea nigra). Ist während des Längenwachsthums die aus den genannten Kräften resultirende Lage gewonnen, so wird sie bald dadurch stabil, dass die ausgewachsenen Theile verholzen, steif und fest werden und so im Stande sind, die Last überhängender Theile in der einmal erreichten Lage zu halten.

Werden in Entfaltung begriffene, oder doch noch wachsende Blätter durch Umkehrung oder Drehung der Sprosse in solche Lagen gebracht, dass ihre Unterseite aufwärts oder dem Lichte zugekehrt ist, so erfolgen sehr kräftige Krümmungen häufig mit Torsionen (s. unten) verbunden, durch welche endlich die Lamina ihre normale Lage mehr oder minder vollständig wieder gewinnt, es entsteht der Eindruck, als ob die Unterseite für den Lichteinfluss, die Oberseite für den der Schwere weit empfindlicher wäre als die Gegenseite; allein diese Annahme ist überflüssig, wenn man beachtet, dass in diesem Falle die Epinastie mit dem Heliotropismus und Geotropismus gleichsinnig wirkt, und so viel stärkere Krümmungen entstehen müssen, als bei normaler Lage, wo die Epinastie dem Geotropismus und Heliotropismus entgegenwirkt.

Das oben Gesagte stützt sich auf die citirten Untersuchungen von H. de Vries, dem ich noch Folgendes entlehne:

a) Blätter. Isolirt man eine kräftig entwickelte Mittelrippe aus einem noch stark wachsenden Blatt, so biegt sie sich mit der Hinterseite concav, woraus hervorgeht, dass zwischen ihr und dem Mesophyll eine Spannung besteht. De Vries fand dieses Verhalten bei nahezu 200 Arten, mit nur wenigen Ausnahmen. Die genannte Krümmung ist nicht in jedem Alter gleich stark: bei eben aus dem Knospenzustand hervortretenden Blättern ist sie gar nicht vorhanden, nimmt dann mit dem Alter zu, erreicht ihr Maximum, wenn das Blatt nahezu ausgewachsen ist, nimmt dann wieder ab, um in dem ganz ausgewachsenen Blatte wieder zu verschwinden. Während die Tendenz zur Rückwärtskrümmung anfangs in der ganzen Länge der Mittelrippe vorhanden ist, verschwindet sie nach Erreichung des Maximums zuerst an der Basis, rückt immer weiter gegen die Spitze, und dabei wird die krümmungsfähige Stelle immer kleiner. Werden nun isolirte Mittelrippen von Blättern im letzten Wachsthumsstadium in einem feuchten, dunklen Raum senkrecht aufgestellt (z. B. in feuchten Sand, innerhalb eines geräumigen geschlossenen Zinkkastens), so wachsen sie noch einige Zeit fort, und da das Wachsthum auf der Innenseite (Vorder- oder Oberseite) stärker ist, krümmen sie sich auf der Hinterseite (Unterseite) concav, eine Krümmung, die jedoch durch den Geotropismus zum Theile aufgehoben wird. Steckt man isolirte Blattrippen horizontal schwebend in feuchten Sand, so dass die Medianebene horizontal liegt, so tritt die epinastische Krümmung in horizontaler Richtung ungehindert hervor; zugleich aber erfolgt eine geotropische Krümmung in verticaler Ebene, so dass beiderlei Krümmungen sich zu einer schief aufsteigenden combiniren. — Steckt man dagegen je zwei gleichartige, isolirte Mittelrippen horizontal so in feuchten Sand, dass bei der einen die Hinterseite unten (normal), bei der anderen oben (invers) liegt, so wirkt bei jener der Geotropismus der Epinastie entgegen, bei dieser dagegen wirken beide zusammen; der Erfolg ist daher, dass bei jener die epinastische Rückwärtskrümmung geringer oder ganz aufgehoben wird, bei der invers gelegten dagegen erfolgt eine kräftige Aufwärtskrümmung, indem der Geotropismus durch die Epinastie unterstützt wird.

Ganz ähnliche Erscheinungen lassen sich durch Combination der Epinastie mit dem Heliotropismus hervorrufen, wenn man die isolirten Mittelrippen vertical im feuchten Sand steckt in einem geschlossenen Kasten, der von einer Seite durch eine Glasscheibe erleuchtet wird. Zuweilen ist Heliotropismus nicht zu bemerken, gewöhnlich aber ist er vorhanden und dann immer positiv aber in allen beobachteten Fällen so schwach, dass er die Epinastie nicht überwindet. Wie aus dem Eingangs Gesagten hervorgeht, müssen alle diese Bewegungen der Mittelrippen geringer ausfallen, wenn sie noch mit dem Mesophyll verbunden sind. Wie die Mittelrippen verhalten sich aber im Allgemeinen die Blattstiele, die ihre Bewegungen in Folge der Epinastie, des Geotropismus und Heliotropismus ungehindert ausführen können.

b) Bilaterale Seitensprosse, wie Inflorescenzzweige, horizontale oder aufsteigende Laubsprosse und Ausläufer (Stolonen) wurden genau demselben Verfahren unterworfen. Es zeigte sich dabei, dass die Inflorescenzzweige von Isatis tinctoria, Archengelica officinalis, Crambe cordifolia und alle anderen untersuchten, ferner die horizontalen Aeste von Pyrus malus, Asperugo procumbens u. a.; ebenso die Ausläufer von Fragaria, Potentilla reptans, Ajuga reptans u. a. epinastisch sind; horizontal in feuchten Sand gesteckt, krümmten sie sich sämmtlich aufwärts, sowohl diejenigen, deren natürliche Unterseite (Hinterseite unten, als auch die, deren Hinterseite oben lag, die letzteren aber kräftiger, weil bei ihnen der Geotropismus durch die Epinastie unterstützt wurde. Bei einigen krümmte sich der entblätterte normal hingelegte Ast nicht aufwärts, wohl aber der mit der natürlichen Oberseite nach unten gelegte, ein Beweis, dass hier dem Geotropismus durch die Epinastie das Gleichgewicht gehalten wurde (Tilia, Philadelphos). — Dagegen zeigten sich die horizontalen Aeste von Prunus avium, Ulmus campestris, Corylus Avellana u. a. hyponastisch, sie krümmten sich aus horizontaler Lage, mit der natürlichen Oberseite nach oben gelegt,

aufwärts, die mit der natürlichen Oberseite abwärts gelegten aber krümmten sich abwärts, weil die Hyponastie stärker war als der Geotropismus. — Aehnliche Versuche, wie mit den Blattstielen bezüglich des Heliotropismus angestellt, ergaben, dass in vielen Fällen kein solcher bemerklich war, dass dieser zumal bei den Ausläufern ganz fehlte, dass er in den übrigen Fällen immer positiv, aber so schwach war, dass er den Einfluss der Epinastie nicht überwand. Mehr als bei den Blättern kommt bei den Zweigen, zumal den dünnen und langen, die Belastung bezüglich der Wachsthumsrichtung in Betracht. Die Entfernung der Blätter hat hier eine plötzliche Aufwärtskrümmung durch Elasticität zur Folge (z. B. bei Corylus), später aber wird diese durch Geotropismus, in manchen Fällen auch durch Hyponastie nachträglich noch vergrössert (z. B. Abies).

Es mag dem Scharfsinne des Anfängers überlassen bleiben, sich aus den hier angegebenen Gesichtspunkten und Beobachtungen in einzelnen Fällen die Richtungsverhältnisse der Organe durch eigene Beobachtung klar zu machen.

§ 23. Torsion[1]. Sehr häufig zeigen Organe von einigermaassen beträchtlichem Längenwachsthum Drehungen um ihre eigene Wachsthumsaxe, Torsionen; die Seitenlinien des cylindrischen oder lang conischen Organs sind der Wachsthumsaxe nicht parallel, sondern umlaufen dieselbe in Form mehr oder minder steiler Schraubenlinien so, als ob man das Organ oben und unten gefasst und dann an einem Ende um seine Axe gedreht hätte. Solche Torsionen finden sich bei den einzelligen Internodien der Nitellen; bei den aus Gewebemassen bestehenden gestreckten Internodien aufrechter Stengel von Dicotylen sind sie häufig, bei schlingenden Internodien allgemein; die Stiele der Laubmooskapseln sind gewöhnlich sehr stark tordirt; aber auch bei flachen Blättern finden sich, wie Wichura zeigte, sehr gewöhnlich Drehungen der Lamina, die als Torsionen gedeutet werden können, sie verhalten sich wie Papierstreifen, die man oben und unten gefasst und an einem Ende um ihre Mittellinie gedreht hat; besonders auffallend sind diese Torsionen an den Blättern mancher Gräser, des Allium ursinum, der Arten von Alstroemeria u. a. wo sie dahin führen, dass die Unterseite des oberen Theils der Lamina nach oben zu liegen kommt.

Da die Seitenlinien eines tordirten Körpers seine Axe schraubig umlaufen, so müssen sie länger sein als diese; entsteht also die Torsion durch Längenwachsthum, so muss dieses in den äusseren Schichten cylindrischer, conischer oder prismatischer Organe (Internodien, Wurzeln) stärker sein oder länger dauern als in den inneren Schichten; ein ähnliches Verhältniss wird bei tordirten Blättern bezüglich der Mittelnerven und der beiden Seiten der Lamina obwalten müssen. Der Umstand, dass zur Zeit des stärksten Wachsthums gewöhnlich die inneren Schichten rascher zu wachsen streben als die äusseren (§ 13), wobei also keine Torsion möglich ist, ferner die Thatsache, dass die Torsionen gewöhnlich erst am Ende des Längenwachsthum auftreten, und endlich der Umstand, dass sie sehr gewöhnlich an étiolirten Internodien, die im normalen Zustande nicht tordiren, am Schluss des Längenwachsthums zum Vorschein kommen, führt zu der Annahme, dass sie durch ein länger dauerndes Wachsthum in den peripherischen Schichten entstehen, nachdem dasselbe im Innern bereits erloschen ist oder zu erlöschen begann; bei den genannten tordirten Blättern, zumal denen der Al-

1) Hugo de Vries im zweiten Heft der Arbeiten des botan. Instituts in Würzburg 1871. p. 272. — Wichura in Flora 1852, No. 3 und Jahrb. f. wiss. Bot. 1860. Bd. II. — Braun, Bot. Zeitg. 1870, p. 158.

stroemerien beginnt jedoch die Torsion schon früher. Wäre das Wachsthum in den äusseren Schichten nicht blos stärker, sondern auch genau parallel mit der Axe, und wären die Widerstände gegen die so entstehende Stauchung der äusseren Schichten gegen die inneren genau in longitudinaler Richtung vorhanden, es würde keine Torsion eintreten, sondern nur eine longitudinale Spannung zwischen äusseren und inneren Schichten, die der früher beschriebenen Schichtenspannung gerade entgegengesetzt wäre. Es leuchtet jedoch ein, dass dies nur bei mathematischer Genauigkeit der Anordnung aller Theile möglich wäre, dass aber jede noch so kleine Unregelmässigkeit in der Anordnung den gestauchten äusseren Schichten eine seitliche Richtung geben muss, die dann sofort zur Torsion führt[1]).

Sehr gewöhnlich treten Torsionen auch in Folge des Dickenwachsthums ein, oder sie werden bei fortgesetzter Holzbildung deutlicher, wie man an älteren Stämmen von Dicotylen und Coniferen oft schon an der Borke, deutlicher am schiefen Verlauf der Faserung erkennt. Man kann wohl annehmen, dass die Erscheinung auf dem geringen, aber kräftigen Längenwachsthum der jungen Holzzellen beruht; nur wenn diese gar nicht in die Länge wüchsen, könnte keine Torsion eintreten.

Die bisher betrachteten Torsionen werden ganz allein durch innere Ursachen hervorgebracht; die Richtung, in welcher die tordirten Seitenlinien die Axe umlaufen, ist gewöhnlich für eine gegebene Species constant; ausserdem kommen aber häufig Torsionen in Folge äusserer, zufälliger Umstände zum Vorschein. Es leuchtet ein, dass wenn an einem schief oder horizontal wachsenden Organ (Internodien, Blatt, Ranke) irgend eine Last seitwärts hängt, welche dasselbe um seine Axe zu drehen sucht, eine Torsion entstehen muss; ist das so tordirte Organ sehr elastisch, so wird es sich, wenn die drehende Last entfernt wird, wieder retordiren; ist es dagegen sehr unvollkommen elastisch, so wird es die ihm aufgenöthigte Torsion dauernd beibehalten (wie ein tordirter Wachsfaden); und ist das so beschaffene Organ im Wachsthum begriffen, so kann durch dieses selbst die Torsion zu einer dauernden gemacht werden. So verhält es sich in der That bei wachsenden Internodien, Blattstielen, Blattmittelrippen. Steckt man derartige Gebilde (wie de Vries zeigte) horizontal in feuchten Sand, nachdem man durch das Ende eine auf der einen Seite nur wenig (etwa durch einen Tropfen Siegellack) beschwerte Nadel horizontal eingestochen hat, so genügt das kleine Drehungsmoment, dem wachsenden Theil eine bleibende Torsion aufzunöthigen. Dasselbe wird natürlich erfolgen, wenn statt der Nadel ein Blatt oder Zweig seitlich anhängt. Horizontal wachsende Zweige mit decussirten Blattspaaren zeigen gewöhnlich Torsionen ihrer Internodien der Art, dass dieselben abwechselnd nach rechts und links so gedreht sind, dass alle Blätter in zwei statt in vier Reihen am Zweig entlang stehen. De Vries zeigte, dass dies von dem ungleichen Drehungmoment der Blätter je eines Paares verursacht wird; schneidet man die jungen Blätter weg, so erfolgt keine Drehung; beseitigt man von einem Paare nur eines, so wird die Torsion von dem Drehungsmoment des stehen bleibenden allein bestimmt.

---

1) Der Anfänger wird sich diess folgendermaassen leicht klar machen können: Man dehne einen Kautschukschlauch stark aus und ziehe einen nur wenig weiteren Schlauch über diesen. Lässt man den ersteren los, so zieht er sich zusammen, er ist dann zu kurz für den äusseren; wären beide Schläuche in der Längs- und Querrichtung ganz regelmässig gebaut, so könnte nur eine longitudinale Spannung entstehen; es entsteht aber zugleich Torsion, weil mit der longitudionalen auch nach einer Seite überwiegende Spannungen verbunden sind.

Derartige Torsionen treten auch sehr gewöhnlich dann auf, wenn belaubte Sprosse aus horizontaler Lage sich geotropisch aufrichten, weil durch die ungleiche Vertheilung der Blätterlast und durch die verschiedenen geotropischen und heliotropischen Krümmungen der Blätter, Drehungsursachen hervorgerufen werden, welche den sich aufrichtenden Stengel tordiren. Besonders schön treten derartige Torsionen an langen Blattstielen, z. B. den von Cucurbita auf, wenn der sie tragende Spross umgekehrt befestigt wird. Durch den Geotropismus, oder durch diesen und den Heliotropismus würde sich der Blattstiel einfach in verticaler Ebene aufwärts krümmen; allein die Last der von ihm getragenen Lamina ist fast niemals gleichmässig zu beiden Seiten der Krümmungsebene vertheilt, die eine Seite ist stärker belastet und bewirkt ein schiefes Hinüberbiegen der Krümmungsebene nach dieser Seite, wodurch andere Seitenlinien des Stiels den Einfluss der Gravitation und des Heliotropismus ausgesetzt werden; so entstehen verwickelte Krümmungen und Torsionen des Stiels und der Lamina selbst, die aber endlich doch dahin führen, diese letztere mit ihrer Innenseite aufwärts und wo möglich dem Licht zuzukehren.

Man hat also nach dem Gesagten zweierlei Torsionen zu unterscheiden: 1) die der aufrechten (verticalen) Organe, 2) die der seitlichen schief oder horizontal wachsenden Theile. Bei jenen beruht die Torsion auf inneren Wachsthumsursachen, vor Allem darauf, dass äussere Schichten aus inneren Ursachen stärker als innere Schichten in die Länge wachsen, die Anordnung der inneren Theile, bei Internodien höherer Pflanzen wahrscheinlich der Verlauf der Fibrovasalstränge, bestimmt die Richtung der Torsion.

Die Torsionen der anderen Art werden auf ganz andere Weise bewirkt: die äusseren Schichten des noch wachsenden Organs sind passiv gedehnt, eine innere Neigung zur Torsion besteht nicht; aber das Drehungsmoment anhängender Theile nöthigt dem wachsenden Gebilde eine Torsion auf, die in Folge seiner sehr geringen Elasticität und des Wachsthums eine bleibende wird.

§ 24. Das Winden der Schlingpflanzen[1]. Die aus langen Internodien zusammengesetzten Stengel der Schlingpflanzen haben die Fähigkeit, sich um aufrechte, hinreichend dünne Körper (Stützen) schraubenförmig emporzuwinden; ganz ähnlich verhalten sich die langen Blattstiele der Farngattung Lygodium. Dieses Winden ist eine Folge des ungleichseitigen Wachsthums, der revolutiven Nutation; es wird nicht, wie Mohl gelehrt hatte, durch einen Reiz, den die Stütze auf die wachsenden Internodien ausübt, verursacht und unterscheidet sich dadurch ganz wesentlich von dem Winden der Ranken um Stützen, welche auf Reizbarkeit für Berührung und dauernden Druck beruht[2].

---

1) Ludwig Palm: Ueber das Winden der Pflanzen. Preisschrift. Stuttgart 1827. — H. Mohl: Ueber den Bau und das Winden der Ranken und Schlingpflanzen. Tübingen 1827. — Dutrochet comptes rendus 1844. T. XIX. und Ann. des sc. nat. Serie 3. T. II. — Charles Darwin: on the movements and habits of climbing plants in the Journal of de Linnean society (Botany Vol. III. London 1865).

2) Schon Darwin suchte zu zeigen, dass Mohl's Ansicht von der Reizbarkeit schlingender Internodien unhaltbar sei, ohne indess ganz schlagende Gegenbeweise beizubringen; letztere ist H. de Vries bei einer im Würzburger Laboratorium 1872 ausgeführten Untersuchung gelungen, die im dritten Heft der Arbeiten des botan. Instituts publicirt werden wird. Auf seine Ergebnisse stützt sich vorwiegend obige Darstellung der Mechanik des Windens.

Nur wenige Pflanzen winden rechts (d. h. von rechts unten nach links oben, ınn man die umwundene Stütze vor sich hat, oder auch dem Lauf der Sonne er eines Uhrzeigers folgend), wie der Hopfen, Tamus elephantipes, Polygonum ındens, Lonicera caprifolium; die meisten winden links, wie Aristolochia Sipho, ıunbergia fragrans, Jasminum gracile, Convolvolus sepium, Ipomaea purpurea, clepias carnosa, Menispermum canadense, Phaseolus u. a.

Die ersten Internodien windender Stengel, mögen diese aus dem Samen, wie i Phaseolus, oder als Seitensprosse aus Rhizomen (Convolvulus) oder aus ober-ischen Theilen entspringen (Aristolochia), winden nicht, sie wachsen aufrecht ne Stütze; die folgenden Internodien desselben Sprosses winden; sie verlän-'n sich zunächst sehr beträchtlich, während die von ihnen getragenen Laub-itter nur langsam heranwachsen. In Folge ihres eigenen Gewichts neigen die ıgen langen Internodien seitwärts über, und in dieser Lage beginnt nun ihre irende Nutation oder revolutive Bewegung. Der überhängende Theil ist nämh gekrümmt und zeigt dabei eine Bewegung, durch welche die Endknospe in em Kreise oder einer Ellipse herumgeführt wird. Diese kreisende Bewegung rd ausschliesslich durch Nutationskrümmungen hervorgebracht; bezeichnet man e Längslinie der nutirenden Internodien mit einem schwarzen Strich, so dass 'selbe z. B. bei einer rechtswindenden Pflanze, wie dem Hopfen, auf der con-ten Seite liegt, während die Knospe nach Süden zeigt, so findet man den Strich lter, wenn sie nach Westen zeigt, auf der nördlichen Flanke seitlich; zeigt die ospe nach Norden, so liegt der Strich auf der concaven, zeigt sie nach Ost, so ;t er wieder seitlich auf der nördlichen Flanke der Nutationskrümmung. — wöhnlich sind zwei bis drei der jüngeren Internodien in kreisender Nutation griffen; und da diese sich in verschiedenen Wachsthumszuständen befinden, so it die Nutationskrümmung des älteren mit dem des jüngeren Internodiums meist ht zusammen; die Krümmung des ganzen nutirenden Stückes ist daher ge-hnlich kein einfacher Bogen, sondern oft ein langgezogenes S, dessen Theile :r nicht in derselben Ebene liegen. Indem sich neue Internodien aus der Knospe wickeln, beginnen diese ihre Nutation, während dagegen das dritte oder vierte ernodium hinter der Knospe aufhört, sich aufrichtet und nun eine andere Form · Bewegung zeigt, sich nämlich tordirt, bis sein Wachsthum erlischt[1]).

Die Richtung der revolutiven Nutation und der Torsion ist bei allen Schling-ınzen dieselbe, in welcher sie die Stütze umwinden. Wird eine Stelle des nu-nden überhängenden Gipfels durch eine äussere Ursache in ihrer Bewegung ındert[2]), festgehalten, so dauert die kreisende Bewegung des freien Theils :h einige Zeit fort, dann aber wächst dieser in einer, in der Nutationsrichtung steigenden Schraubenlinie weiter. Die Nutationsbewegung combinirt sich dabei einer jetzt auftretenden Torsion der unteren, schon schraubig gewundenen eile, welche in ihrer Richtung der Nutationsbewegung, also auch der vorhin annten Torsion, am untern Theil des frei beweglichen Gipfels, entgegengesetzt ist. ist wahrscheinlich, dass diese Torsion durch das Drehungsmoment der freien

1) Die Torsion ist also, wie die Darstellung zeigt, nicht die Ursache der kreisenden Be-ung des Gipfels, wie schon daraus erhellt, dass die Zahl der Torsionsumgänge in gleicher eine andere ist als die der Nutationsumgänge.

2) Das Folgende nach H. de Vries.

seitwärts überhängenden Spitze des Sprosses hervorgerufen wird; jedenfalls hat sie die Folge, dass die concave Seite des nutirenden Theils von jetzt ab immer nach der Axe der bereits entstandenen Schraubenwindung hinschaut.

Der gewöhnliche Fall einer solchen Verhinderung der kreisenden Nutationsbewegung ist der, dass der Sprossgipfel vermöge eben dieser Bewegung mit einer aufrechten Stütze in Berührung kommt; ist diese nicht zu dick, so bildet sie nun die Axe der jetzt entstehenden Schraubenwindungen; bei dünnen Stützen bilden diese letzteren zunächst so weite Umgänge, dass sie die Oberfläche der Stütze an keinem oder nur zufällig an einzelnen Punkten berühren.

Die Nutationsbewegung kann aber künstlich auch auf verschiedene andere Weise verhindert werden, so z. B. dadurch, dass man eine Stütze auf der bei der kreisenden Bewegung hinteren Seite aufstellt, diese aber mit dem Sprossgipfel, der sich sonst von ihr entfernen würde, mittelst Gummi festklebt. In diesem Falle bildet sich die erste Schraubenwindung ganz ähnlich wie bei normaler Stellung der Stütze; hier aber steht die Stütze nun ausserhalb der Schraubenwindung, die ihrerseits gar keine Stütze umfasst. Derartige freie, keine Stütze umgebende Schraubenwindungen entstehen nicht selten auch dann, wenn der eine Stütze umwindende Stengel über diese hinauswächst.

Die jüngsten Windungen eines um eine Stütze geschlungenen Stengels, liegen jener gewöhnlich nicht an; sie sind weit und niedrig; die älteren Windungen dagegen liegen der Stütze dicht an, sie sind enger und steigen steiler empor. Es zeigt dies, dass das feste Anschmiegen der schlingenden Stengel um die Stütze erst nachträglich erfolgt, indem die anfangs losen, weiteren Windungen steiler werden und sich verengen. Diese für das Verständniss des Windens fundamentale Thatsache wurde von de Vries dadurch ausser Zweifel gestellt, dass er schlingende Gipfel in der oben angegebenen Weise Windungen machen liess, die keine Stütze in ihrer Mitte hatte; auch in diesem Falle werden die anfangs weiteren niederen Windungen mit zunehmendem Alter enger und steiler, bis endlich das betreffende Stengelstück sich ganz gerade aufrichtet, wobei von jedem Schraubenumgang nunmehr ein Torsionsumgang übrig bleibt. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass das Steilerwerden der anfangs niedrigen, zuweilen fast horizontalen Windungen, durch Geotropismus bewirkt wird. Es leuchtet ein, je grösser die Kraft ist, mit welcher sich die Windungen verengen, oder was dasselbe ist, je grösser die Kraft ist, welche sie veranlasst, steiler zu werden, desto fester müssen sie sich der Stütze anschmiegen. Befindet sich in der Mitte der sich streckenden Windungen eine Stütze, so werden die jüngeren Gipfeltheile durch diese immer verhindert, ihre normale rotirende Nutation zu machen (s. oben), der Gipfel wächst demzufolge immer in einer Schraubenlinie weiter und schlingt sich fortwährend weiter an der Stütze hinauf, indem die älteren Windungen sich immer wieder strecken und an die Stütze anschmiegen. Wird die Stütze, bald nach dem sich einige lockere Windungen um dieselbe gebildet haben, herausgezogen, so behält der Spross einige Zeit seine Schraubenform, dann aber streckt er sich gerade und beginnt seine kreisende Nutation von Neuem.

Aus rein mechanischen Gründen ist mit jedem Windungsumgang um die Stütze auch ein Torsionsumlauf der windenden Internodien verbunden; ausserdem aber kommen, zumal bei Umwindung rauher, unregelmässig geformter Stützen

Torsionen der schon gewundenen Theile vor, die bald nach links bald nach rechts gerichtet sind.

Im Verlauf des Windens müssen die Blätter bald auf der Aussenseite, bald auf der Innenseite der Windungen stehen [1]; im letzten Fall wird der Blattstiel an die Stütze gedrückt, an welcher er unter dem Druck der sich verengenden Windung seitwärts gleitet, wobei er das Internodium seitwärts mitzieht und so eine locale Torsion desselben veranlasst. (de Vries.)

Das im Text Gesagte enthält fast Alles, was wir gegenwärtig über die Mechanik des Windens der schlingenden Stämme wissen. Anhangsweise mögen hier noch einige aphoristische Bemerkungen über Schlingpflanzen nach Darwin Raum finden. Die kreisende Bewegung des frei überhängenden Gipfels ist unter gleichen äusseren Umständen bei derselben Pflanze (z. B. Hopfen, Micania, Phaseolus) oft auffallend gleichförmig.

Von der Zeit, welche zu einer Revolution unter günstigen Umständen nöthig ist, wird folgende kleine Tabelle (nach Darwin) eine Vorstellung geben:

Scyphanthus elegans	in	1 Stunde	17	Minuten,
Akebia quinata . . .	-	1 -	30	-
Convolvulus sepium	-	1 -	42	-
Phaseolus vulgaris .	-	1 -	57	-
Adhatoda	-	48 -	—	-

Die Richtung des Windens ist für die Species gewöhnlich constant, doch kommt es vor, wie bei Solanum Dulcamara und Loasa aurantiaca, dass verschiedene Individuen in entgegengesetzten Richtungen winden; ja Darwin fand bei der letztgenannten Pflanze, sowie bei Scyphanthus elegans und Hibbertia dentata sogar, dass derselbe Stengel erst nach der einen, dann nach der andern Richtung windet.

Der positive Heliotropismus windender Internodien ist im Allgemeinen schwach, offenbar würde ein kräftiger Heliotropismus dem Winden und besonders der kreisenden Nutation, durch welche die Stütze so zu sagen aufgesucht wird, nur hinderlich sein. Doch macht sich der Heliotropismus dadurch bemerklich, dass bei einseitiger Beleuchtung die kreisende Bewegung zur Lichtquelle hin rascher erfolgt als von dieser hinweg; so z. B. bei Ipomaea jucunda, Lonicera brachypoda, Phaseolus und Humulus. Nach dem oben über die Mechanik des Windens Gesagten darf man annehmen, dass es für jede Species ein gewisses Maximum der Dicke der Stütze giebt, bei welcher die Umschlingung noch möglich ist. Die Stütze wird nicht viel dicker sein dürfen als die Weite der Windungen, welche der Spross auch ohne Stütze zu machen im Stande ist, widrigenfalls der Gipfel seine Windungen neben der zu dicken Stütze zu machen versucht und diese dann wieder ausgleicht. Darwin (l. c. p. 22) gesteht, die Ursache davon, warum zu dicke Stützen nicht umwunden werden, nicht zu kennen; es scheint aber, dass nach de Vries' Untersuchungen der angegebene Grund hinreicht.

Die Bewegungen schlingender Internodien finden um so energischer statt, je günstiger die äusseren Bedingungen des Wachsthums sich gestalten, und je mehr dieses selbst beschleunigt wird; also im Allgemeinen bei kräftiger Ernährung, hoher Temperatur und grosser Safthülle der Pflanzen. Der unmittelbare Einfluss des Lichtes ist zum Schlingen nicht nöthig, da selbst étiolirte Pflanzen (wie Ipomaea purpurea, Phaseolus multiflorus) im Finstern sich fest um Stützen legen. Die Behauptung Duchartre's, dass Dioscorea Batatas im Finstern nicht schlingt, reducirt sich, neueren Beobachtungen von de Vries zufolge, darauf,

---

1) Bei dieser Gelegenheit mag bemerkt werden, dass nach Dutrochet die genetische Blattstellungsspirale bei Schlingpflanzen mit spiralig geordneten Blättern dieselbe Richtung verfolgt wie das Winden, also auch wie die der freiwilligen Torsion und der rotirenden Nutation derselben Pflanze.

dass zwar normale grüne Sprosse im Finstern weiter schlingen, später aber, wenn sie etioliren, aufhören zu nutiren und zu schlingen.

§ 25. **Das Winden der Ranken**[1]). In dem Begriff Ranken können wir alle fadenförmigen, oder doch dünnen, schmalen und langen Pflanzentheile zusammen fassen, welche die Eigenschaft besitzen, durch Berührung mit festen dünnen Körpern (Stützen) während ihres Längenwachsthums zu Krümmungen veranlasst zu werden, vermöge deren sie die berührte Stütze umschlingen und so die Pflanze an dieselbe befestigen; die Ranken unterscheiden sich daher zunächst durch ihre Reizbarkeit für Druck (Berührung) von den schlingenden Internodien.

Organe der verschiedensten morphologischen Natur können diese physiologische Eigenschaft annehmen, zuweilen sind es metamorphosirte Zweige, wie bei Vitis, Ampelopsis, Passiflora, Cardiospermum Halicacabum, wo die Ranken noch näher als metamorphosirte Blüthenstände oder Blüthenstiele bezeichnet werden können; bei Cuscuta kann der ganze Stamm eher für eine Ranke als für einen schlingenden Stamm gehalten werden. In anderen Fällen wie bei Clematis, Tropaeolum (Fig. 455) Maurandia, Lophospermum, Solanum jasminoides, ist der Blattstiel fähig als Ranke zu dienen; bei Fumaria officinalis, Corydalis claviculata ist das ganze feinzertheilte Blatt für Berührung reizbar und im Stande, seine einzelnen Theile um dünne Körper zu winden; bei Gloriosa Plantii und Flagellaria indica dient die über dass Blatt hinaus verlängerte Mittelrippe als Ranke. Bei vielen Bignonien, Cobaea scandens, bei Pisum u. s. w., verwandelt sich der vordere Theil des gefiederten Blattes in dünne fadenförmige vorgeneigte Ranken, während die Basalportion des Blattes steif und mit foliolis besetzt ist; zuweilen ist das ganze Blatt durch eine dünne fadenförmige Ranke ersetzt wie bei Lathyrus aphaca. Die morphologische Bedeutung der Ranken der Cucurbitaceen ist noch zweifelhaft, doch scheint es, dass sie als metamorphosirte Zweige zu deuten sind.

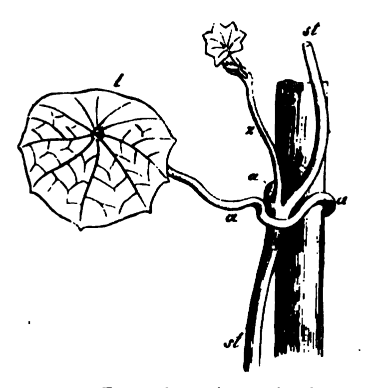


Fig. 455. Tropaeolum minus; der lange Stiel *a, a, a* des Laubblatts *l* ist für dauernde Berührung empfindlich und hat sich um eine Stütze und um den eigenen Stamm *st* so gewunden, dass dieser an jene festgebunden erscheint; *x* der Axelspross dieses Blattes.

Die auszeichnenden Eigenschaften der Ranken sind um so vollkommener ausgebildet, je ausschliesslicher sie dem einen Zwecke des Kletterns als Befestigungsorgane dienen, je weniger sie also von der sonstigen Natur der Blätter oder Stengeltheile an sich haben, mit einem Wort, je vollkommener die Metamorphose durchgeführt ist. Dahin gehören vor Allem die einfachen oder verzweigten fadenförmigen Ranken der Cucurbitaceen, der Ampelideen, und Passifloren. Eine derartige, typisch entwickelte Ranke zeigt Fig. 456 im ausgewachsenen Zustand, nachdem sie mit dem Gipfeltheile eine Stütze umfasst und sich dann eingerollt hat. Das hier Mitzutheilende bezieht sich vorwiegend auf solche echte Ranken.

Die characteristischen Eigenschaften der Ranken entwickeln sich, wenn sie aus dem Knospenzustand völlig herausgetreten, etwa drei Viertel ihrer definitiven

1) Vergl. die im vorigen Paragraphen genannte Literatur.

Grösse erreicht haben; in diesem Zustand sind sie gerade ausgestreckt, der sie tragende Sprossgipfel macht meist revolutive Nutationen, die Ranke selbst zeigt die gleiche Erscheinung, indem sie sich ihrer ganzen Länge nach (ausgenommen meist die steife Basalportion und die hackenförmige Spitze) so krümmt, dass der Reihe nach die Oberseite, die rechte, die Unter- und Linkeseite convex wird; Torsionen treten nicht ein. Während dieser kreisenden Nutation ist die Ranke im raschern Längenwachsthum begriffen und für Berührung reizbar; d. h. jede mehr oder minder starke Berührung auf der reizbaren Seite bewirkt eine concave Einkrümmung zunächst an der berührten Stelle, von wo aus sich die Krümmung nach oben und unten weiter verbreitet. War die Berührung eine vorübergehende, so streckt sich die Ranke später wieder grade. Der Grad der Reizbarkeit[1]) ist nach den Arten sehr verschieden, bei Passiflora gracilis genügt der Druck eines Milligramms um in kurzer Zeit (25 Secunden) die Krümmung zu bewirken, bei anderen sind 3—4 Milligramm Druck nöthig, und die Krümmung erfolgt später (nach 30 Sec. bei Sicyos); die Ranken anderer Arten, krümmen sich nach leichter Reibung einer Stelle binnen einigen Minuten, bei Dicentra thalictrifolia nach einer halben Stunde, bei Smilax erst nach mehr als einer Stunde, bei Ampelopsis noch langsamer.

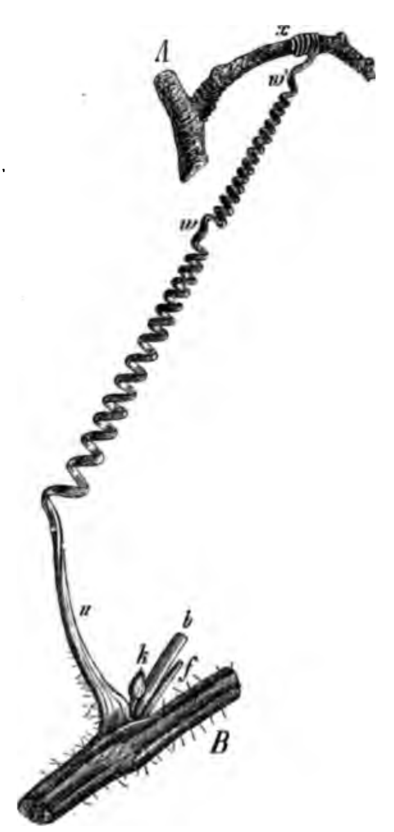


Fig. 456. Bryonia dioica: *B* ein Stammstück, aus welchem neben dem Blattstiel *b* und der Knospe *k* die Ranke entspringt, deren unteres Stück *u* steif (nicht rankenartig), deren oberes Stück *x* sich um einen Zweig gewunden hat; der zwischen dem steifen Basalstück *u* und dem Stützpunkt *x* liegende lange Mitteltheil der Ranke hat sich schraubig gewunden und dabei das Stammstück *B* entsprechend gehoben; *w* und *w'* die Wendepunkte der Schraubenkrümmung.

Die Krümmung auf der berührten Seite steigert sich eine Zeit lang, steht dann still und nach einiger Zeit (oft nach Stunden) streckt sich die Ranke wieder gerade, in welchem Zustande sie abermals reizbar ist. Ranken, deren Gipfel leicht eingekrümmt ist, sind nur auf der concaven Unterseite reizbar; andere wie die von Cobaea und Cissus discolor sind es auf allen Seiten; bei Mutisia clematis sind Unterseite und Flanken reizbar, nicht die Oberseite.

Während dieses Zustandes der kreisenden Nutation und Reizbarkeit erreicht die Ranke binnen einigen Tagen ihre volle Grösse; die Revolutionen hören auf, die Reizbarkeit erlischt, und, je nach den Arten, erfolgen nun weitere Veränderungen, bei manchen bleiben die unbeweglich gewordenen, ausgewachsenen Ranken gerade, sie verkrümmern und fallen ab, so z. B bei den Bignonien, Vitis, Ampelopsis. Häufiger ist, dass die Ranken sich bei dem Erlöschen des Längenwachs-

1) Diess und das Folgende nach Darwin l. c. p. 100.

thums von der Spitze anfangend und zur Basis hin fortschreitend langsam, mit der Unterseite concav einrollen, so dass sie zuletzt eine Schneckenlinie (Cardiospermum, Mutisia) gewöhnlicher eine nach oben conisch verengerte Schraube (Korkzieherform) darstellen, in welchem Zustand sie dann verholzen oder vertrockenen (Cucurbitaceen, Passifloren u. a.)

Diese Vorgänge sind jedoch als abnorme zu betrachten, insofern die Ranken dabei ihre Bestimmung verfehlt haben, die darin besteht, dass sie während des reizbaren Zustands, wo sie noch im Wachsen begriffen sind, vermöge ihrer kreisenden Nutation mit einer Stütze in Berührung kommen; geschieht diess mit einer reizbaren Seite, so erfolgt an der Berührungsstelle eine Einkrümmung, die Ranke legt sich um die Stütze, dadurch kommen immer neue reizbaren Stellen mit der Letzteren in Berührung, und so schlingt sich das freie Ende der Ranke in mehr oder minder zahlreichen Windungen fest um die Stütze (Fig. 456); je näher die zuerst berührte Stelle der Rankenbasis liegt, desto zahlreicher werden die Umwindungen der Stütze, desto haltbarer die Befestigung, doch genügen auch schon wenigere Umwindungen der Stütze durch das Ende der Ranke, um diese mit namhafter Kraft zu befestigen. Die zwischen der Basis der Ranke und ihrem Befestigungspunct an der Stütze liegenden Rankentheile können sich selbstverständlich nicht wie die freie Spitze um die Stütze schlingen; der durch die Berührung verursachte, auch die nicht berührten Theile ergreifende Reiz bewirkt daher eine andere Form der Einkrümmung, die darin besteht, dass sich das zwischen Stütze und Basis liegende Rankenstück korkzieherförmig einrollt, wie Fig. 456 *n*, *w*, *w'* zeigt. Diese Einrollung ist der erwähnten freiwilligen Einrollung vieler nicht mit einer Stütze verbundener Ranken ähnlich, besonders auch darin, dass die Unterseite (Rückenseite) der Ranken immer die Concavität der Krümmung einnimmt: sie unterscheidet sich jedoch von der spontanen Einrollung dadurch, dass sie eben in Folge des Reizes jedesmal, nicht bloss bei manchen, sondern bei allen an eine Stütze befestigten Ranken eintritt; dass sie ferner kurze Zeit ($^1/_2$ — 1 Tag) nach dem Ergreifen einer Stütze eintritt, in einer Periode, wo die Ranke noch völlig reizbar und im raschen Längenwachsthum begriffen ist, während die spontane Einrollung erst mit dem Erlöschen des Wachsthums und der Reizbarkeit zu Stande kommt; auch erfolgt die durch den Berührungsreiz eingeleitete Einrollung viel rascher als die freiwillige; beides wird leicht ersichtlich, wenn man an demselben Spross ältere nicht befestigte Ranken noch grade, jüngere befestigte aber bereits eingerollt findet. Die Einrollung an Stützen befestigter Ranken ist also in demselben Sinne wie das Umschlingen der Stütze durch den freien Theil eine Reizwirkung und nur die mechanische Unmöglichkeit, die Stütze ebenfalls zu umschlingen, zwingt den zwischen Stütze und Basis befindlichen Rankentheil, sich korkzieherförmig einzurollen. Gleich der Krümmung eines längeren Rankenstückes in Folge der Berührung eines einzelnen Punktes, ist auch diese Einrollung des zwischen Stütze und Befestigungspunkt liegenden Rankenstückes ein Beweis, dass der locale Reiz längs der Ranke fortgepflanzt wird. Mit diesen Vorgängen ist jedoch die Nachwirkung des Reizes noch nicht beendigt; denn die an einer Stütze befestigten Ranken wachsen später auch in die Dicke, zuweilen sehr beträchtlich (wie die Blattstiele von Solanum jasminoides), sie verholzen, werden fester und haben eine längere Dauer als die freiwillig eingerollten oder überhaupt nicht gestützten Ranken.

Die Einrollung der befestigten Ranken unterscheidet sich noch durch eine andere Eigenschaft von der spontan eingerollten; bei letzteren nämlich laufen alle Windungen der Schraube gleichsinnig in einer Richtung; Die Schraubenwindungen der an der Stütze befestigten Ranke dagegen haben Wendepunkte (*w*, *w'* Fig. 455); zwischen je zwei solchen liegt immer eine Anzahl gleichsinniger Windungen, die denen zwischen den benachbarten Wendepunkten entgegengesetzt gerichtet sind; bei langen enggewundenen Ranken finden sich oft 5—6 Wendepunkte. Darwin hat schon darauf hingewiesen, dass man hierin keine besondere Eigenschaft der Ranken zu sehen habe, noch weniger ist diess eine specifische Folge des Reizes; vielmehr ist das Auftreten der Wendepunkte eine mechanische Nothwendigkeit; wenn ein Körper, der sich einzurollen sucht, an beiden Enden befestigt ist, so dass nicht wenigstens das eine Ende sich drehen kann, so müssen nothwendig bei der Einrollung entgegengesetzte Windungen auftreten, um die mit den Windungen nothwendig verbundene Torsion auszugleichen. Man kann dieses Verhalten der befestigten Ranke dadurch nachahmen, dass man auf einen schmalen, ausgedehnten Kautschuckstreifen einen anderen nicht ausgedehnten festklebt; lässt man jenen frei, so zieht er sich zusammen und bildet die Innenseite einer Spirale, deren Aussenseite der nicht gedehnte Streifen darstellt. Fasst man nun beide Enden und streckt den Doppelstreif zunächst gerade aus, nähert dann aber beide Enden einander, so entstehen nun Schraubenwindungen nach rechts und links, wie bei einer befestigten Ranke; lässt man das eine Ende frei, so retordirt sich der Streifen und rollt sich spiralig ein.

Alle hier genannten Bewegungen der Ranken finden, da sie Folgen des Wachsthums sind, nur dann statt, wenn die äusseren Bedingungen des Wachsthums günstig, und um so energischer, je günstiger sie sind; also bei kräftiger Ernährung, hoher Temperatur, grosser Saftfülle, veranlasst durch reichliche Wasserzufuhr bei geringem Transpirationsverlust. Diese Bedingungen vorausgesetzt, können die Ranken, wie ich gezeigt habe, auch im Finstern ihre Nutation und Reitzbewegungen ausführen, Stützen umschlingen und sich einrollen (z. B. bei Cucurbita Pepo an Pflanzen, deren Gipfel in einem finsteren Recipienten fortwächst, ernährt durch grüne am Licht befindliche Blätter.)

Was nun die Mechanik der durch die Berührung bewirkten Reizkrümmungen, (des Umwindens und der Einrollung befestigter Ranken), sowie der Einrollung freier Ranken betrifft, so ist nicht zweifelhaft, dass es sich hier um Vorgänge des Längenwachsthums und seiner Veränderung durch quergerichteten Druck auf die schwächer wachsende Seite handelt. Die Ranken sind für Berührung oder Druck nur so lange reizbar, als sie in die Länge wachsen; eine vorübergehende Reizkrümmung wird zwar während des Wachsthums wieder ausgeglichen, ähnlich wie z. B. die durch Erschütterung (passive Beugung) wachsender Sprosse bewirkte Krümmung; dauert aber der Reiz an der Stütze längere Zeit, kommt es zur Umwindung, so wird die Längendifferenz der convexen und concaven Seite eine dauernde, nicht mehr zu reparirende. Die Zellen der convexen Seite sind entsprechend länger als die der concaven (ähnlich wie bei abwärts gekrümmten Wurzeln und aufwärts gekrümmten Grasknoten) bei dicken und um dünne Stützen gewundenen Ranken ist die Längendifferenz so beträchtlich, dass sie auf den ersten Blick ohne Messung auffällt, wie ich mich in verschiedenen Fällen überzeugte. Die neuen Untersuchungen von de Vries, der die noch geraden Ranken

mit Quertheilungen versah und diese nach der erfolgten Umwindung oder Einrollung maass, haben gezeigt, dass das Wachsthum der convexen Seite ausgiebiger, das der concaven geringer ist als an gerade bleibenden Stellen derselben Ranke oberhalb und unterhalb der gekrümmten Stelle. Eine Ranke von Cucurbita Pepo z. B. wand sich um eine 1,2 mm. dicken Stütze; nachdem die Krümmung vollendet war, betrug der Zuwachs an der gekrümmten Stelle für jedes mm. ursprünglicher Länge auf der convexen Seite 1,4 mm., auf der concaven nur 0,1 mm.; das mittlere Wachsthum auf der beiderseits gerade gebliebenen Strecke dagegen betrug 0,2 mm. Wenn das Wachsthum der ganzen Ranke zur Zeit der Berührung mit einer Stütze schon gering ist, so findet man zwar auch eine bedeutende Verstärkung des Längenwachsthum auf der convexen Seite; auf der concaven aber findet dann überhaupt keine Verlängerung oder geradezu eine Verkürzung statt, diese Verkürzung betrug bei einer Kürbisranke fast ein Drittel der ursprünglichen Länge.

Aehnliche Längenänderungen der convexen und concaven Seite beachtet man bei der spontanen Einrollung sowie an dem zwischen Stütze und Rankenbasis liegenden eingerollten Stück befestigter Ranken; da in diesen Fällen das Wachsthum der ganzen Ranke kurz vorher gewöhnlich gering ist, so ist hier auch die Verkürzung der concaven Seite eine sehr allgemeine Erscheinung (de Vries).

Die Gesammtheit dieser und mancher hier nicht beschriebenen Erscheinungen führt zu dem Resultat, dass durch den Druck der Stütze zunächst das Längenwachsthum der nicht berührten Seite gesteigert wird; diese drückt die berührte Seite hinüber, und bei der nun folgenden Krümmung wird die concave Seite zusammengedrückt, am Wachsthum verhindert oder geradezu verkürzt. Dass dabei zugleich eine Erschlaffung des Parenchyms der berührten Seite (durch Wasserabgabe an das Parenchym der Oberseite) und eine entsprechende elastische Contraction ihrer Zellwände mitwirkt, ist mir wahrscheinlich; wenigstens scheint nur so die Verkürzung der berührten Seite bei schon langsam wachsenden Ranken erklärlich. In welcher Weise nun aber der leise Druck eines leichten Fadens oder der Druck der nutirenden Ranke auf eine Stütze diese Wachsthumsveränderungen nicht nur an der berührten Stelle, sondern der ganzen Ranke entlang bewirkt, bleibt einstweilen ganz unbekannt.

Die spontane Einrollung nicht an Stützen befestigter Ranken wird wohl nur dadurch bewirkt, dass die Oberseite noch einige Zeit lang sich verlängert, nachdem die Unterseite bereits zu wachsen aufgehört hat; die Zellen der fortwachsenden Oberseite entziehen wahrscheinlich (ähnlich wie die inneren Markschichten den äusseren so p. 714) denen der Unterseite einen Theil ihres Wassers, wobei diese sich verkürzen muss, während jene sich verlängert.

Ohne auf die zahlreichen Fragen rein mechanischer Natur, welche sich an die Krümmungen der Ranken knüpfen, näher einzugehen, soll hier nur darauf hingewiesen werden, warum dicke Ranken nicht im Stande sind, sehr dünne Stützen zu umwinden. Vergleicht man Ranken, von denen die eine um eine dünnere, die andere um eine dickere Stütze gewunden ist, so leuchtet ein, dass bei jener die procentische Längendifferenz der Aussen- und Innenseite eine grössern sein muss als bei dieser; vergleicht man eine dicke und eine dünne Ranke, die um gleich dicke Stützen gewunden sind, so wird die procentische Längendifferenz der Aussen- und Innenseite bei der dicken grösser sein als bei der dünnen; denkt man sich

nun die Stütze immer dünner werdend, so wird die procentische Längendifferenz für die dicke Ranke rascher wachsen als für die dünne, und es kommt nun darauf an, ob überhaupt das Längenwachsthum der beiden Rankenseiten jeden beliebigen Werth erreichen kann oder nicht. Die durch ungleiches Wachsthum erreichbare Längendifferenz der beiden Rankenseiten hat in der That ihre Grenze, wie die Erfahrung zeigt. Die dünnen Ranken von Passiflora gracilis winden sich fest um dünnen Seidenzwirn, die dicken Ranken von Vitis dagegen winden sich nur um Stützen, die wenigstens 2—3 mm. dick sind. Die am stärksten gekrümmte Weinranke, welche ich auffinden konnte, hatte sich um eine 3,5 mm. dicke Stütze festgewunden und zwar nur in einer fast kreisförmigen Windung; die mittlere Dicke der Ranke an dieser Stelle war 3 mm. Die concave Seite eines Umgangs war daher nahezu 11 mm., die convexe äussere Seite nahezu 29 mm. lang, das Längenverhältniss beider Seiten also nahezu 1 : 2,6; wollte man dagegen dieser 3 mm. dicken Ranke zumuthen, sich um eine nur 0,5 mm. dicke Stütze zu winden, so hätte dann ein fast kreisförmiger Umlauf derselben auf der concaven Seite nur die die Länge von 1,6 mm., auf der convexen die Länge von 20,4 mm.; die beiden Seiten würden sich also wie 1 : 13 verhalten müssen, und es scheint nicht, dass so beträchtliche Längendifferenzen der beiden Seiten einer Ranke durch Wachsthum möglich sind. Wäre dagegen die Aufgabe, sich um eine 0,5 mm. dicke Stütze fest und in einer fast kreisförmigen Umschlingung zu winden einer Ranke gestellt, die selbst nur 0,5 mm. dick ist, so wäre nur erforderlich, dass die Innenseite eines Umgangs = 1,6 mm., die Aussenseite 4,7 mm. lang wäre, dass somit das Längenverhältniss von Innen- und Aussenseite wie 1 : 3 wäre.

Damit eine Ranke an ihrer Stütze fest hänge, genügt es nicht, dass ihre Windungen der Stütze einfach anliegen; sie müssen sich ihr vielmehr fest anpressen. Dass diess wirklich geschieht, zeigt sich, wenn man Ranken sich um glatte Stützen winden lässt und diese dann herauszieht, wobei die Windungen ihren Durchmesser sofort verengern und ihre Zahl vermehren (de Vries). Diese Thatsache zeigt zugleich, dass die durch Berührung einer Stütze gereizte Ranke bestrebt ist, eine Krümmung zu machen, deren Krümmungsradius kleiner ist als der der Stütze, vorausgesetzt, dass die Stütze nicht allzu dünn, die Ranke nicht allzu dick ist.

Sehr instructiv in Betreff des Druckes, den die Rankenwindungen auf die Stütze ausüben, sind solche Fälle, wo dünne Blätter von kräftigen Ranken umschlungen und dabei zusammengedrückt gefaltet werden.

Das im Vorstehenden Mitgetheilte soll den Anfänger nur auf die wichtigeren mechanischen Verhältnisse hinweisen, die bei dem Schlingen der Ranken in Betracht kommen; die an ausserordentlich merkwürdigen Anpassungen reiche Biologie der Ranken- wie der Schling-Pflanzen kann hier nicht ausführlich dargestellt werden; in dieser Beziehung wird der Leser in Darwin's genannter Abhandlung ein reiches Material schöner Beobachtungen geistvoll dargestellt finden.

Da die biologische Aufgabe der Ranken darin besteht, Stützen (d. h. meist andere Pflanzen) zu fassen und die dünnstengeligen Rankenpflanzen emporklettern zu lassen, so kommt es vor Allem darauf an, die Ranken mit Stützen in Berührung zu bringen; diess geschieht meist in wunderbar vollkommener Weise dadurch, dass zur Zeit ihrer Reizbarkeit nicht nur die Ranken selbst, sondern auch die sie tragenden Sprossgipfel kreisende Nutation besitzen, wodurch erzielt wird, dass jedes als Stütze brauchbare Object, welches sich irgendwo innerhalb des von der Ranke erreichbaren Raumes vorfindet, auch fast mit Sicherheit mit ihr in

Berührung kommt. Der die Ranken tragende Sprossgipfel beschreibt meist elliptische aufsteigende Spirallinien, deren Umläufe in 1—5 Stunden vollendet werden. Wie den schlingenden Stämmen wäre auch den Ranken ein kräftiger positiver Heliotropismus, der sie von den Stützen oft entfernen würde, schädlich. Manche scheinen in der That nicht heliotropisch (Pisum nach Darwin), bei anderen macht sich ein schwacher positiver Heliotropismus dadurch geltend, dass die kreisende Nutationsbewegung zum Licht hin rascher erfolgt als von diesem weg. Manche Ranken, wie in besonders ausgezeichneter Weise die von Ampelopsis hederacea und Bignonia capreolata, haben die wunderbare Fähigkeit, an ihren Zweigsspitzen, wenn diese mit harten Körpern längere Zeit in Berührung sind, breite Gewebepolster zu entwickeln, die sich wie Saugnäpfe an rauhe Oberflächen anlegen und es so möglich machen, dass die genannten Pflanzen an senkrechten Wänden, wo sie keine dünnen umwindbaren Stützen finden, emporklettern. In diesem Falle kommt es offenbar darauf an, dass die Ranken sich nach der als Stütze dienenden Wand hinwenden, um sich an dieser befestigen zu können, und diess wird durch negativen Heliotropismus erreicht, der die Ranken nach der durch die Belaubung beschatteten Wand hintreibt, wo sie nun vermöge ihrer Nutationen verschiedene, man möchte sagen, tastende Bewegungen ausführen, auf den Oberflächen hingleiten, sich in Vertiefungen und Ritzen mit Vorliebe einsenken und nun ihre Haftscheiben entwickeln.

Fünftes Kapitel.

Periodische und Reizbewegungen ausgewachsener Organe (Bewegungsorgane).

§ 26. Wenn wir das Wenige, was sich gegenwärtig über die Mechanik der periodischen und der Reizbewegungen der Blätter und blattähnlichen Gebilde sagen lässt, in einem besonderen Capitel behandeln, so geschieht es vorwiegend der logischen Eintheilung unserer Wissenschaft zu Liebe, um so schon durch das Aeussere der Darstellung den Leser darauf aufmerksam zu machen, dass wir es hier mit Bewegungen zu thun haben, die, trotz mancher äusserlicher Aehnlichkeit mit den im vorigen Capitel beschriebenen, doch auf ganz anderen Ursachen als diese, vor Allem nicht auf Wachsthumsvorgängen beruhen; ein Unterschied, der bisher viel zu wenig beachtet wurde.

Die periodischen und die Reizbewegungen, um welche es sich hier handelt, unterscheiden sich von den im vorigen Capitel besprochenen vor Allem dadurch, dass sie nicht während des Wachsthums und nicht durch dieses vermittelt auftreten, dass sie vielmehr erst dann zum Vorschein kommen, wenn die betreffenden Organe vollkommen ausgewachsen sind [1]) und ihre innere, der Beweglichkeit

[1]) Gegen diese Behauptung könnte insofern Widerspruch erhoben werden, als periodisch bewegte und reizbare Organe auch heliotropisch und geotropisch sein können, wie ich bei Phaseolus und den Filamenten der Cynareen fand. Diess beweist jedoch nur, dass auch ausgewachsene Organe, wenn sie in abnorme Verhältnisse kommen, von Neuem zu wachsen beginnen können. Eine solche Abnormität liegt in der ungleichseitigen Beleuchtung oder in der Abwärtskehrung der Oberseite bei den Bewegungsorganen (letzteres bei Phaseolus). Ebenso beginnen ausgewachsene Blattstiele von Hedera im Dunkeln oder bei einseitiger Beleuchtung, ausgewachsene Grasknoten bei horizontaler Lage von Neuem zu wachsen, jene auf der Schattenseite, diese auf der Unterseite.

dienende eigenthümliche Structur vollkommen ausgebildet haben, während dagegen die im vorigen Kapitel beschriebenen Bewegungen mit Vollendung des Wachsthums der betreffenden Organe aufhören. — Die Mehrzahl der während des Wachsthums hervorgerufenen Bewegungen, wie die durch Heliotropismus, Geotropismus, durch den Einfluss der Stützen auf Schlingpflanzen und Ranken bewirkten Krümmungen, führen zu neuen bleibenden Zuständen, indem eben das Wachsthum selbst verändert wird; nur wenn die Einwirkung während des Wachsthums eine bald vorübergehende ist, kann durch das fernere Wachsthum selbst die heliotropische oder geotropische, oder Reizkrümmung (der Ranken) wieder verwischt werden; während dieser Vorgänge geht das Organ seiner definitiven Ausbildung entgegen, die während des Wachsthums noch nicht reparirten Veränderungen werden dann bleibende, nicht mehr wegzuschaffende.

Ganz anders bei den hier zu besprechenden Veränderungen; diese werden an Organen hervorgerufen, deren Organisation zwar beendigt ist, aber verschiedene Zustände des Gewebes möglicht macht, welche durch innere oder äussere Ursachen abwechselnd in einander übergehen.

Bei den während des Wachsens auftretenden Bewegungen ist die Gewebespannung nur insofern betheiligt, als jede Aenderung der letzteren auch auf das Wachsthum zurückwirken, dieses modificiren muss, die periodischen und Reizbewegungen, die wir hier zu besprechen haben, beruhen dagegen ganz und gar auf Aenderungen der Gewebespannung, die hier, abweichend von anderen Organen, gerade im vollkommen ausgewachsenen Zustand ihre grösste Entwickelung erreicht; diese Aenderungen der Gewebespannung aber führen hier nicht zu neuen bleibenden Zuständen, sondern sie sind reparirbar, jede Aenderung wird, so lange sie nicht mit einer Beschädigung der Structur verbunden ist, wieder durch innere Kräfte ausgeglichen, in den vorigen Zustand zurückgeführt.

Die durch das Wachsthum bewirkten Bewegungen finden sich bei einzelligen wie bei vielzelligen Pflanzen und Organen vertreten, es scheint dagegen, dass die hier zu betrachtenden Bewegungen ausgewachsener Organe sich ausschliesslich nur dann einfinden, wenn die letzteren aus Gewebemassen bestehen; wahrscheinlich hängt diess damit zusammen, dass die Bewegungen der ersten Art immer durch das Wachsthum der Zellhäute, die der zweiten Art aber durch Zu- und Abfluss von Wasser, d. h. durch wechselnden Turgor verschiedener, mit einander verbundenen Zellen hervorgerufen werden.

§ 27. **Uebersicht der Erscheinungen an periodisch beweglichen und reizbaren Organen.** Merkwürdiger Weise sind alle bis jetzt bekannt gewordenen Organe dieser Kategorie im morphologischen Sinne Blattgebilde; z. Th. echte grüne Laubblätter, theils Blummenblätter, nicht selten Staubgefässe und zuweilen Theile von Carpellen (Griffel oder Narben). Dass nicht auch Axengebilde, Stengeltheile, diese Art der Beweglichkeit annehmen, ist um so auffallender, als gerade die beweglichen Theile von Blättern meist stielrund oder doch nicht flach ausgebreitet sind, also die gewöhnliche Form der Axentheile besitzen. Bezüglich ihrer anatomischen Structur stimmen ferner alle hieher gehörigen Organe darin überein, dass eine sehr saftige Parenchymmasse einen axilen, oder einige wenige nebeneinander hinlaufende Fibrovalstränge umhüllt, deren Elementargebilde nur wenig oder gar nicht verholzen, daher ge-

schmeidig und biegsam bleiben, was für die Möglichkeit der Bewegung maassgebend ist; denn, mit Ausnahme der Blätter von Dionaea und Drosera, besteht die Bewegung in auf- und abwärts gerichteten Krümmungen, meist in der Medianebene des Organs, wobei der Fibrovasalstrang die neutrale Axe der Krümmung in sich aufnimmt. Der den Fibrovasalstrang umhüllende, oft wulst- oder polsterartig erscheinende Parenchymmantel enthält in seinen peripherischen Schichten gewöhnlich keine oder sehr kleine, in seinen inneren Lagen, zumal in der unmittelbaren Umgebung des Stranges, meist grössere luftführende Intercellularräume, die (nach Angaben von Morren und Unger) nur bei den reizbaren Staubfäden von Berberis und Mahonia zu fehlen scheinen. Die Spannung dieser Gewebeschichten ist gewöhnlich eine sehr beträchtliche, verursacht durch den starken Turgor der parenchymatischen Zellen einer- und durch die Elasticität des axilen Stranges sowie der Epidermis andererseits. Soweit die Beobachtungen, zumal an den grösseren Bewegungsorganen, reichen, ist das Ausdehnungsstreben in den mittleren Parenchymlagen zwischen Epidermis und axilem Strang am stärksten, der elastische Widerstand der Epidermis aber geringer als der des Stranges.

Betrachten wir nun die Art der Bewegungen bezüglich der Ursachen, durch welche sie unmittelbar hervorgerufen werden, so können wir nach dem jetzigen Stand unserer Kenntniss drei Kategorien unterscheiden, nämlich:

1) Solche periodische Bewegungen, welche ausschliesslich durch innere Ursachen ausgelöst werden, ohne dass dabei merkliche äussere Anstösse irgend welcher Art mitwirken; ich will diese Bewegungen als die autonomen oder spontanen bezeichnen.

2) Die meisten spontan beweglichen Laubblätter sind ausserdem für den Einfluss des Lichts, viele Blumenkronen für den der Wärme in der Art empfindlich (reizbar), dass innerhalb gewisser Grenzen jede Steigerung der Lichtintensität, resp. der Temperatur diejenige Krümmung der Bewegungsorgane bewirkt, welche den Blättern die ausgebreitete, völlig entfaltete Stellung giebt, während jede Verminderung der Lichtintensität oder der Temperatur die entgegengesetzte Krümmung hervorruft, wo die Blätter sich zusammenlegen; die ausgebreitete Stellung wird als die des Wachsens oder als Tagstellung, die andere als die Schlaf- oder Nachtstellung bezeichnet. Vermöge der genannten Reizbarkeit für Licht- und Temperaturschwankungen machen derartige Organe bei dem Wechsel von Tag und Nacht periodische Bewegungen, welche man, als durch äussere Ursachen veranlasst, von den autonomen, durch innere Ursachen veranlassten, streng zu unterscheiden hat, und zwar um so mehr, als beiderlei Bewegungen gewöhnlich an denselben Organen vorkommen und sich in verschiedener Weise combiniren[1].

3) Eine geringere Zahl periodisch beweglicher Laubblätter, ausserdem manche Sexualorgane, welche keine periodischen Bewegungen zeigen, sind für Berührung oder Erschütterung empfindlich; wird eine bestimmte Stelle des

---

1) Diese theilweise auf längst bekannte Thatsachen gestützte Unterscheidung, welche für eine klare Einsicht durchaus nöthig ist, habe ich zuerst in der Flora 1863 in dem Aufsatz »Ueber die verschiedenen Starrezustände periodisch beweglicher und reizbarer Pflanzenorgane« begründet.

Organs (die immer auf der concav werdenden Seite liegt) nur leise berührt oder einer geringen Reibung mit einem festen Körper ausgesetzt, so verkürzt sich [1]) diese Seite des Organs, welches demzufolge eine Krümmung nach der berührten, reizbaren Seite hin erfährt. Derselbe Effect wird erzielt, wenn ein stärkerer Anstoss irgend eine andere Stelle des reizbaren Organs trifft, der dann natürlich auch auf die reizbare Stelle mit einwirkt. Hat das Bewegungsorgan in Folge des mechanischen Reizes eine Krümmung gemacht, so krümmt es sich später wieder zurück, nimmt seine vorige Lage wieder an und ist wieder reizbar. Gewöhnlich, zumal bei den reizbaren Filamenten der Cynareen, ist die Oberfläche mit Haaren besetzt, durch welche jede leise Berührung, besonders jedes Hinfahren eines festen Körpers (z. B. eines Insectenfusses) über das Organ in eine locale Zerrung oder Erschütterung umgewandelt wird und so desto stärker als Reiz einwirkt.

Die biologische Bedeutung dieser verschiedenen Bewegungsformen für den Haushalt der Pflanzen ist nur in einzelnen Fällen bekannt, so z. B. bei den reizbaren Staubfäden, wo die die Blüthen besuchenden Insecten die Reize und durch diese die Lagenänderungen der Staubfäden bewirken, welche zur Uebertragung des Pollens auf die eigenen (Berberis?) oder auf die Narben anderer Blüthen (Cynareen) zweckmässig sind. Die durch Licht- und Temperaturänderungen hervorgerufenen Bewegungen der Blumenblätter bewirken im Allgemeinen, dass sich die Blumen am Tage öffnen, also dem Besuch der die Bestäubung vermittelnden Insecten zugänglich werden, während das Schliessen der Blumen am Abend und bei feuchtem, kaltem Wetter am Tage, also zu Zeiten, wo die Insecten ohnehin ruhen, die Pollenkörner vor Feuchtigkeit und vor dem Verderben schützt. Welchen Nutzen dagegen die periodischen und Reizbewegungen der Laubblätter für den Haushalt der betreffenden Pflanzen haben, ist unbekannt.

1) Die spontane periodische Bewegung tritt am deutlichsten in den wenigen Fällen hervor, wo die Periode nur wenige Minuten dauert und das Hin- und Herschwanken des Organs Tag und Nacht (günstige hohe Temperatur vorausgesetzt) stattfindet, wie an den kleinen Seitenblättern des gedreiten Blattes von Hedysarum gyrans (einer in Indien wachsenden Papilionacee) und am Labellum der Blüthe von Megaclinium falcatum (einer africanischen Orchidee). Die Seitenblättchen von Hedysarum gyrans [2]) sitzen mit dünnen, 4—5 Millim. langen Stielchen dem gemeinsamen Blattstiele an; diese Stielchen sind die Organe, durch deren Bewegungen die Blättchen, eine ungefähr conische Fläche beschreibend, kreisend herumgeführt werden; ein Umlauf dauert je nach der Temperatur (über 22°C.) etwa 2—5 Minuten; die Bewegung ist oft unregelmässig, zuweilen unterbrochen, dann stossweise plötzlich fortschreitend. Das Labellum von Megaclinium [3]) wird von einem schmalen, von drei dünnen Strängen durchzogenen Basalstück getragen, dessen Krümmungen das Labellum in eine langsam auf- und abschaukelnde Bewegung versetzen. Bei den anderen, viel zahlreicheren periodisch beweglichen Laubblättern wird die autonome Periodicität dadurch fast ganz verdeckt, dass die Bewegungsorgane auch für den oben genannten Lichtreiz empfindlich sind, so dass für die oberflächliche Beobachtung nur die Tagesperiode, die Tagstellung und Nachtstellung deutlich hervortritt. Lässt man jedoch die betreffenden Pflanzen oder auch abgeschnittene in Wasser gestellte Zweige Tage lang im Finstern oder in gleichmässiger künstlicher Beleuchtung verweilen, so zeigt sich, dass

---

1) Die Verkürzung ist zwar nur für einige Fälle wirklich erwiesen, für die anderen aber sehr wahrscheinlich.

2) Ausführlicheres bei Meyen, neues System der Pfl.-Physiol. 1839. III, p. 553.

3) Ch. Morren Ann. des sc. nat. 1843. 2. Serie. T. XIX, p. 91.

die periodischen Bewegungen keineswegs aufhören, sondern auch bei constanter Temperatur, also unabhängig von einem etwaigen durch Temperaturschwankung entstandenen Reiz, fortdauern. Die Blätter sind unter solchen Umständen in beständiger, langsamer Bewegung, wie man aus ihren in kurzen Zwischenräumen beobachteten Stellungen entnehmen kann; so z. B. bei Mimosa, Acacia lophanta, Trifolium incarnatum und pratense, Phaseolus, bei Oxalisarten z. B. O. acetosella u. a.[1]) P. de Candolle zeigte auch, dass die Mimosenblätter bei constanter künstlicher Beleuchtung periodische Bewegungen machen. Das Verhalten der Seitenblättchen von Hedysarum gyrans, des Labellum's von Megaclinium einerseits, der mit Tag- und Nachtstellung begabten Blätter andererseits lässt sich also dahin formuliren, dass bei jenen die inneren periodischen Ursachen der Bewegung stärker sind als der etwa vorhandene Lichtreiz, während bei diesen die inneren Ursachen der periodischen Bewegung durch den Reiz, den die wechselnde Beleuchtung unter gewöhnlichen Verhältnissen ausübt, weit überwogen wird. — In diese Kategorie gehören die zusammengesetzten Laubblätter der Leguminosen, vieler Oxalideen und Marsilieen. Bei den Leguminosen ist oft der Hauptblattstiel selbst durch ein grösseres Bewegungsorgan dem Stamm eingefügt; bei allen genannten sitzt jedes Foliolum auf einem kleinem derartigen Bewegungsorgan; sind, wie bei Mimosa, secundäre Blattstiele (bei doppelter Fiederung) vorhanden, so sind auch diese dem Hauptstiel mit Bewegungsorganen aufgesetzt. Diese bestehen hier immer aus einem axilen Fibrovasalstrang, der von einer dicken Lage schwellenden Parenchyms umgeben ist. Die übrigen Theile der Blätter, Stiele sowohl wie Lamina sind nicht selbstbeweglich, sondern empfangen ihre verschiedenen Lagenänderungen eben durch die Krümmungen jener Organe, denen sie aufsitzen. — Die Bewegung ist entweder eine Auf- und Abwärtskrümmung, wie bei Phaseolus, Trifolium, Oxalis, den Hauptstielen von Mimosa; oder sie ist von hinten und unten nach vorn und oben gerichtet, wie bei den foliolis der Mimosa.

2) Die Erscheinung des sogenannten W a c h e n s und S c h l a f e n s findet sich in hervorragender Weise ausgebildet bei den Laubblättern der Leguminosen, Oxalideen (und Marsilieen), wo sie durch die auch der spontan periodischen Bewegung dienenden Organe vermittelt wird; ausserdem aber an vielen anderen Laubblättern, wie denen der Scitamineen, wo die Lamina dem Blattspiel mit einem ähnlichen, stielrunden Bewegungsorgan, wie bei jenen, eingelenkt ist; ferner bei vielen solchen Laubblättern, (zumal auch bei den grünen Cotyledonen), deren Stiel und Lamina nicht von einem scharf abgesetzten, besonders hervortretenden Bewegungsorgan getragen wird; es ist dann die Basalportion und der die Lamina tragende Theil des Stiels, deren Krümmungen die Bewegungen des Schlafens und Wachens vermitteln. Ob solche Blätter auch autonome Periodicität besitzen, ist unbekannt. Bei allen diesen chlorphyllhaltigen Blättern wird die Bewegung ganz vorwiegend durch wechselnde Lichtintensität und besonders durch die der stark brechbaren Strahlen bestimmt,[2] d. h. jede Steigerung der Intensität bewirkt eine Bewegung im Sinne der Tagstellung, jede Verminderung die Bewegung in entgegengesetzter Richtung.

Die Tagstellung ist im Allgemeinen dadurch charakterisirt, dass die Blätter ihre Flächen vollständig entfalten und flach ausbreiten; in der Nachtstellung sind sie dagegen zusammengeschlagen und zwar in sehr verschiedener Weise, bald auf- bald abwärts, bald seitwärts gedreht. In der Nachtstellung aufwärts zusammengeschlagen, sind z. B. die foliola von Lotus, Trifolium, Vicia, Lathyrus, abwärts zusammengelegt die von Lupinus, Robinia, Glycyrrhiza, Glycine, Phaseolus, Oxalis; abwärts schlägt sich Nachts der Hauptstiel bei Mimosa, aufwärts richtet sich der von Phaseolus. Seitwärts nach vorn und oben drehen sich bei Verdunkelung die foliola von Mimosa, Tamarindus indica, nach hinten die von Thephrosia caribaea.[3]) Wenn der Hauptstiel und andere Theile desselben Blattes beweglich sind, so

1) Ausführliche Nachweisungen bei Sachs, Flora 1863, p. 468, wo auch die Literatur genannt ist.

2) Vergl. Sachs, bot. Zeitg. 1857, p. 813.

3) Vergl. Dassen bei Meyen: neues System der Pfl.-Physiol. III, p. 476.

können die Krümmungen der verschiedenen Bewegungsorgane verschieden sein: so steigt der Blattstiel von Phaseolus Abends empor, während sich die foliola abwärts schlagen; der Hauptstiel der Mimosenblätter dagegen senkt sich abwärts, während sich die secundären Stiele nach vorn wenden, die Blättchen aber sich nach vorn und oben drehen, bis sie dachziegelartig sich theilweise decken. Sowie man die periodische und Schlafbewegung der Laubblätter unterscheidet von ihrer Nutationsbewegung, die, durch das Wachsthum hervorgebracht, ihre Entfaltung aus dem Knospenzustand bewirkt, ebenso muss man bei den Blüthen unterscheiden (was nicht immer geschieht[1]) die blosse Entfaltung von der periodischen Schlafbewegung. Blumenkronen, welche nach dem Aufblühen, und nachdem sie einige Zeit offen gewesen sind (wie die von Mirabilis, Cereus grandiflorus, Helianthemum vulgare u. a.), einfach abfallen oder verwelken, kommen hier also nicht in Betracht. Andere dagegen dauern mehrere Tage aus, und öffnen und schliessen sich abwechselnd, meist Abends und Morgens oder bei Aenderung des Wetters, wie z. B. die der Tulpen, Crocus, Solanum tuberosum, Oxalis, Mesembryanthemum, Ipomaea, Convolvulus, Hemerocallis, Portulacca; wie sich hier die Theile einer Corolle zusammenneigen und wieder auseinander schlagen, so thun es auch die Zungenblüthen mancher Compositen, die sich also bezüglich des ganzen Capitulums wie einzelne Corollentheile in einer einfachen Blüthe verhalten, so z. B. bei Taraxacum officinale, Tragopogon und vielen anderen Cichoriaceen, Bellis perennis u. a.

3) Für Berührung und Erschütterung reizbar sind zunächst manche periodisch bewegliche und auch für Lichtreiz empfängliche Laubblätter, wie die von Oxalis acetosella, stricta, corniculata, purpurea, carnosa, Deppei,[2]) von Robinia pseud.-Acacia,[3]) verschiedenen Arten von Mimosa (wie sensitiva, prostrata, casta, viva, asperata, quadrivalvis, dormiens, pernambuca, pigra, humilis, pellita) Aeschinomene sensitiva, indica, pumila, Smithia sensitiva, Desmanthus stolonifer, triquetris, lacustris. Bei der Mehrzahl dieser Pflanzen bedarf es ziemlich heftiger und oft wiederholter Erschütterung, um die Bewegung auszulösen, die dann immer im Sinne der Schlafbewegung erfolgt, die Reizstellung macht im Allgemeinen den Eindruck der Nachtstellung, d. h. der mechanische Reiz wirkt ähnlich wie Verminderung der Lichtintensität; ebenso ist es bei Oxalis sensitiva (Biophytum sensitivum) und Mimosa pudica, bei denen jedoch eine sehr geringe Erschütterung oder einfache Berührung der reizbaren Stelle der Bewegungsorgane genügt, um lebhafte und rasche Bewegungen hervorzurufen, die dann auch an den nicht berührten Theilen, durch Fortleitung des Reizes auftreten, wenn die Pflanze in hohem Grade empfindlich ist.

Von reizbaren Staubfäden sind zunächst die verschiedenen Berberisarten[4]) (z. B. von vulgaris, emarginata, cretica, aristata) und der damit nahe verwandten Mahonien zu nennen; im ruhenden Zustand nach aussen geschlagen, krümmen sie sich bei schwacher Berührung der Basis der Innenseite des Filaments concav nach innen, so dass die Anthere auf die Narbe zu liegen kommt.

Mannigfaltiger sind die Erscheinungen, welche geringer Stoss und Reibung an irgend einer Stelle der Filamente verschiedener Cynareen (Centaurea, Onopordon, Cnicus, Carduus, Cynara) und Cichoriaceen (Cichorium, Hieracium) hervorbringt; die unten aus der Corollenröhre entspringenden fünf Filamente tragen oben die fünf unter einander fest verklebten (nicht verwachsenen) Antheren, die zusammen eine Röhre bilden, durch welche der Griffel hindurchwächst, während der Pollen entlassen wird. Um diese Zeit sind die Filamente reizbar, im ungereizten Zustande sind sie nach aussen convex gebogen, soweit es der Raum der Corollenröhre gestattet; auf Berührung oder Erschütterung verkürzen sie sich, werden grade, legen sich dabei der Länge nach an den von ihnen umgebenen Stylus

1) Vergl. z. B. Dutrochet mém. pour serv. etc. 1837. I, p. 469 ff.
2) Nach Unger, Anat. und Physiol. Pfl. 1855. p. 417.
3) Mohl, Flora 1832. II. No. 32 und dessen vermischte Schriften.
4) Göppert in Linnaea 1828. Bd. III. p. 234 ff.

an, um nach einigen Minuten wieder sich zu verlängern und ihre Bogenform anzunehmen. Da jedes einzelne Filament für sich reizbar ist, so wird durch Berührung eines Einzelnen oder durch einen einseitigen Stoss an den Blüthenkopf u. s. w. zunächst nur ein Filament, nach Umständen deren 2—3 gereizt, und durch die einseitige Verkürzung der ganze Sexualapparat nach einer Seite gekrümmt; durch die damit verbundene Zerrung oder den Druck der anderen Filamente an der Corolle werden dann auch diese gereizt, so entsteht eine unregelmässige hin- und herneigende oder drehende Bewegung des Sexualapparates der einzelnen Blüthe; wird der ganze Blüthenkopf erschüttert, oder fährt man über die Blüthenfläche hin, oder bläst man in diese hinein, so entsteht eine wimmelnde Bewegung der zahlreichen Blüthen in dem Blüthenkopf. Die Erscheinung findet nur statt, während der Griffel die Antherenröhre durchwächst und der Pollen in diese hinein entleert wird; durch die (von Insecten vermittelte) Reizbewegung der Filamente wird die Antherenröhre jedesmal abwärts gezogen und dabei ein Theil des Pollens nach oben entleert, der nun von den Insecten auf die bereits entfalteten Narben anderer Blüthen und Blüthenköpfe übertragen wird.[1])

Unter den weiblichen Geschlechtsorganen sind als reizbar bekannt die Narbenlappen von Mimulus, Martynia, Goldfussia anisophylla u. a. die sich nach Berührung ihrer Innenseite zusammenlegen, offenbar wohl um den auf sie von Insecten übertragenen Pollen festzuhalten. — Auffallender sind die auf schwache Berührung erfolgenden Bewegungen des Griffelsäulchens (Gynostemium's) der besonders in Neuholland vertretenen Gattung Stylidium (z. B. St. adnatum, graminifolium); das stielförmige, oben die Narbe und dicht daneben zwei Antheren tragende Gynostemium ist im ungereizten Zustand scharf abwärts geschlagen, der Reiz bewirkt eine plötzliche Erhebung, selbst Ueberschlagen auf die andere Seite der Blüthe.

Ausführlichere Beschreibung dieser und anderer Bewegungsorgane findet man in den unten genannten Aufsätzen Ch. Morren's.[2])

§ 28. **Beweglicher und starrer Zustand der Bewegungsorgane**[3]). Die periodisch beweglichen und die reizbaren Organe können abwechselnd, je nach den äusseren Einflüssen, denen die Pflanzen unterworfen sind, zweierlei Zustände darbieten. Die Fähigkeit nämlich, sich periodisch zu bewegen und reizbar zu sein, kann auf kürzere oder längere Zeit suspendirt werden, und einem starren unbeweglichen Zustand weichen, der seinerseits wieder verschwindet, wenn die äusseren Einflüsse wieder in ihre normalen Grenzen zurückkehren, und wenn das Organ vorher nicht getödtet worden ist. Eben dadurch, dass jene Starre-Zustände bloss vorübergehende, die ihnen zu Grunde liegenden inneren Veränderungen reparirbare sind, unterscheiden sie sich von der durch den Tod erzeugten Unbeweglichkeit. Es ist für das Verständniss der Bewegungserscheinungen sehr wichtig, den hier berührten Unterschied der Begriffe Bewegung und Beweglichkeit sich klar zu machen, die Ursachen, welche eine einzelne Bewegung auslösen, nicht

---

1) Diese Vorgänge wurden bereits 1764 vom Grafen Battista dal Covolo entdeckt und von Kölreuter gut beschrieben in dessen vorläufigen Nachrichten von einigen das Geschlecht der Pflanzen betreffenden Versuchen. 3. Fortsetzung 1766. p. 125, 126.

2) Ch. Morren: über Stylidium in Mém. de l'Acad. roy. des sc. de Bruxelles 1838, über Goldfussia ebenda 1839; über Sparmannia africana ebenda 1841; über Megaclinium ebenda 1842; ferner im Bullet. in dieser Akademie über Oxalis. Bd. II. No. 7 über Cereus. Bd. V und VI.

3) J. Sachs: Die vorübergehenden Starrezustände periodisch beweglicher und reizbarer Pflanzen-Organe. Flora 1863. No. 29 ff. — Dutrochet mém. pour servir etc. I. p. 562. — Kabsch, botan. Zeitg. 1862. p. 342 ff.

zu verwechseln mit den Umständen, von denen die Beweglichkeit oder die Fähigkeit, sich zu bewegen, abhängt. Die Literatur zeigt, dass von mehr als einem Schriftsteller diese Unterscheidung vernachlässigt und so eine gründliche Unklarkeit herbeigeführt worden ist. Zur Verdeutlichung jenes Unterschiedes diene noch Folgendes: Die Theorie des Gehens setzt den beweglichen Zustand der Muskeln und Bänder, die richtige Verbindung der Knochen, die Thätigkeit der Nerven, die Ernährung aller Theile durch das Blut voraus; unter dieser Voraussetzung unternimmt sie es nun, aus der räumlichen Anordnung der Theile, ihren zeitlichen Veränderungen, ihrem Zusammenwirken diejenigen Bewegungen des menschlichen Körpers zu erklären, die wir als das Gehen bezeichnen. Diese Aufgabe ist eine rein mechanische, so bald alle zum Gehen nothwendigen Theile als vorhanden und normal angeordnet erkannt sind. Mit ganz anderen Fragen aber bekommt man es zu thun, wenn gezeigt werden soll, warum die zum Gehen nöthigen Organe zuweilen ihren Dienst versagen, z. B. nach heftiger Ermüdung, bei Lähmung der Extremitäten u. s. w. Ist die Mechanik des Gehens für den normalen Zustand einmal erkannt, so handelt es sich jetzt bloss darum zu zeigen, warum die Beweglichkeit im abnormen Zustand abhanden gekommen ist; diess aber kann auf rein chemischen Ursachen, auf Veränderung der Molecularstructur des Muskel- oder Nervensubstanz u. s. w. beruhen; Fragen, die zunächst mit der Mechanik des Gehens nichts zu thun haben. Es ist leicht, diese Betrachtungen auf die Bewegungsorgane der Pflanzen zu übertragen. Die anatomische und geeignete experimentelle Untersuchung derselben in normalem beweglichen Zustand giebt die Grundlagen für die mechanische Erklärung jeder einzelnen Bewegung eines Blattes. Die Frage dagegen, warum die Blätter unter Umständen unbeweglich sind, kann zwar gelegentlich auch mechanische Betrachtungen herausfordern, wird jedoch im Allgemeinen darauf hinauslaufen, zu zeigen, dass chemische oder moleculare Veränderungen der Zellinhalte und Zellhäute abnorme Zustände erzeugen, wobei diese unbeweglich, für die Hervorbringung der normalen Auf- und Abwärtskrümmungen ungeeignet sind. Der Mechanismus einer richtig gehenden Taschenuhr kann dem Uhrmacher ganz genau bekannt sein; fängt dieselbe aber an, unrichtig zu gehen, oder steht sie ganz still, so bedarf es einer besonderen Untersuchung nicht des Mechanismus der Uhr, sondern der Ursachen, durch welche die sie bewegenden Kräfte an der Action gehindert werden; diese Ursachen könnten z. B. rein chemischer Natur sein, wenn ein Tropfen Säure die Feder beschädigt, ihre Spannkraft also vermindert hätte; sie könnten auch rein physicalischer Natur sein, wenn etwa die Uhr einer sehr hohen oder sehr niedrigen Temperatur ausgesetzt worden wäre, oder wenn sie im Bereich eines starken Magneten gelegen hätte.

Die Erforschung der vorübergehenden Starrezustände und ihrer äusseren Ursachen betrifft also zunächst gar nicht die Mechanik der zu jeder einzelnen Bewegung nöthigen Einrichtung des Bewegungsorgans einer Pflanze, sondern sie führt zu Fragen, welche die Molecularstructur und chemische Beschaffenheit des Gewebes berühren. Die Thatsache, dass eine giftige Substanz das Gewebe des Bewegungsorgans unbeweglich macht, lehrt durchaus nichts in Betreff der Mechanik seiner Bewegungen im normalen Zustande. Diese sehr nahe liegenden Betrachtungen wären hier durchaus überflüssig, wenn nicht der Zustand der Literatur über die Bewegungen der Blätter sie im Interesse des Anfängers nöthig machte. Man darf

annehmen, dass die vorübergehenden Starrezustände durch chemische und moleculare Veränderungen der Zellen hervorgerufen werden, welche, wenn sie in erhöhtem Maasse eintreten, den Tod derselben herbeiführen würden; nur weil die schädlichen Einwirkungen noch rechtzeitig unterbrochen werden, die inneren Veränderungen also die den Tod herbeiführende Höhe noch nicht erreicht haben, sind sie reparirbar, und tritt unter günstigen äusseren Einflüssen der normale innere Zustand des Gewebes und mit ihm die Beweglichkeit wieder ein.

Vorübergehende Starrezustände werden erzeugt durch nicht zu lange dauernde niedere Temperaturen über dem Eispunkt und durch hohe unterhalb 50° C; ferner bei Laubblättern durch zwei- bis mehrtägige Finsterniss, in längerer Zeit durch tiefen Schatten; bei den reizbaren Blättern durch Wassermangel, der jedoch noch kein Welken zur Folge hat; bei, wie es scheint, allen reizbaren Organen wird ein vorübergehender Starrezustand durch zeitweises Verweilen im luftleeren oder im gashaltigen aber sauerstofffreien Raum, ferner durch eine stark mit Kohlensäure beladene Atmosphäre und durch gewisse Dämpfe, wie die des Chloroforms hervorgebracht. In allen diesen Fällen tritt durch längere Dauer oder durch Steigerung der betreffenden Einwirkung endlich der Tod ein.

Den ausführlichen Nachweisungen in meiner genannten Arbeit entnehme ich hier beispielsweise folgende Angaben.

1) Vorübergehende Kältestarre tritt in den Bewegungsorganen der Mimosa pudica unter sonst günstigen Einflüssen schon ein, wenn die Temperatur der umgebenden Luft einige oder mehrere Stunden lang unter 15°C. verweilt; je tiefer die Temperatur unter 15°C. sinkt, desto rascher tritt die Starre ein; zuerst verschwindet die Reizbarkeit für Berührung und Erschütterung, später die für Lichteinwirkung, endlich auch die spontane periodische Bewegung. Bei Lufttemperatur unter 22°C. sind nach Kabsch die Seitenblättchen von Hedysarum gyrans unbeweglich.

2) Vorübergehende Wärmestarre tritt bei Mimosa in feuchter Luft von 40°C. binnen 1 Stunde, in Luft von 45°C. binnen 1/2 Stunde, in Luft von 49—50° binnen wenigen Minuten ein; die Reizbarkeit kehrt nach einigen Stunden in Luft von günstiger Temperatur wieder. In Wasser tritt die Kältestarre der Mimose schon bei höherer Temperatur, nämlich binnen 1/4 Stunde bei 16—17°C., die Wärmestarre schon bei niederer als in Luft, nämlich schon bei 36—40°C. in 1/4 Stunde ein.[1]) Während der Wärmestarre in Luft wie unter Wasser sind die Blättchen geschlossen (wie nach Reiz), die Stiele aber steil aufwärts gerichtet (während sie in der gereizten Stellung abwärts zeigen).

3) Vorübergehende Dunkelstarre. Stellt man Pflanzen mit periodisch beweglichen und für Licht oder Erschütterung reizbaren Laubblättern, wie Mimosa, Acacia, Trifolium, Phaseolus, Oxalis, in einen dunkeln Raum, so treten die spontan periodischen Bewegungen frei von den durch den Lichtreiz bewirkten Stellungsänderungen nur desto deutlicher hervor, und auch die Reizbarkeit für Berührung bleibt anfangs ungestört. Allein dieser bewegliche Zustand verschwindet vollständig, wenn die Finsterniss einen oder mehrere Tage lang dauert; es tritt die Dunkelstarre ein. Stellt man nun eine dunkelstarr gewordene Pflanze wieder in das Licht, so tritt nach mehrstündiger, oder je nach Umständen auch erst nach tagelanger Einwirkung des Lichts der bewegliche Zustand wieder ein.

Zur Einführung der Dunkelstarre ist jedoch keineswegs eine sehr tiefe Finsterniss erforderlich; sie tritt vielmehr auch ein, wenn eine sehr lichtbedürftige Pflanze, wie die Mimose,

---

1) In Wasser von 19—21,5°C. eingesenkt bleibt Mimosa 18 Stunden und mehr für Stoss- und Lichtreiz empfindlich. — Die Angaben Bert's (rech. s. le. mouv. de la sensitive. Paris 1867 p. 20), dass Mimosen bis 56 selbst 62°C. reizbar bleiben, sind zu unbestimmt und nach Allem was wir über die obere Temperaturgrenze der Vegetation wissen, geradezu unglaublich.

einige Tage der mangelhaften Beleuchtung ausgesetzt bleibt, wie sie im Inneren eines gewöhnlichen Wohnzimmers entfernt von den Fenstern herrscht.

Im Gegensatz zur Dunkelstarre habe ich den durch dauernde Beleuchtung bewirkten Zustand der Beweglichkeit als Phototonus bezeichnet. Nach dem Gesagten befindet sich also eine derartige Pflanze, wenn sie in's Finstere gestellt worden ist, noch während einiger Zeit (mehrere Stunden, selbst einige Tage lang) im Phototonus, der dann erst nach und nach verschwindet; ebenso ist die Pflanze unter normalen Lebensverhältnissen auch Nachts im Phototonus; dagegen behält eine dunkelstarr gewordene Pflanze, nachdem sie in's Licht gestellt worden ist, ihre Dunkelstarre noch einige Zeit (Stunden, selbst Tage lang) bei. Beide Zustände der Pflanze gehen daher nur langsam in einander über.

Auch bei dem Eintritt der Dunkelstarre verschwindet bei Mimosa zuerst die Reizbarkeit für Erschütterung, dann die periodische spontane Bewegung. Ebenso gewinnt eine ganz dunkelstarr gewordene Mimosa am Licht zuerst wieder ihre periodische Bewegung, dann die Reizbarkeit.

Die Stellung der verschiedenen Theile der Mimosenblätter bei der Dunkelstarre ist eine andere als die durch Verdunkelung an phototonischen Pflanzen bewirkte, aber auch eine andere als die bei der Wärmestarre; bei der dunkelstarren Mimose sind die Blätter ganz geöffnet, die secundären Blattstiele abwärts, die primären Stiele fast horizontal gerichtet.

Veränderungen der Lichtintensität wirken nur bei der gesunden, im Phototonus befindlichen Pflanze als Bewegungsreize; dunkelstarr gewordene Blätter reagiren nicht auf Schwankungen der Lichtintensität, bis sie durch länger fortgesetzte Beleuchtung den Phototonus wieder gewonnen haben, wo sie dann durch Aenderungen der Lichtintensität zu Bewegungen gereizt werden. Davon überzeugte ich mich u. a. bei Acacia lophantha; eine solche war 5 Tage im Finstern gelassen worden, wo sie seit 48 Stunden ihre spontanen periodischen Bewegungen bis auf geringe Spuren eingestellt hatte. Sie wurde dann an ein Fenster gestellt, wo sie bei trübem Himmel binnen zwei Stunden ihre Blättchen stark abwärts stellte, dann traten auch geringe Stellungsveränderungen an den secundären Stielen ein; in diesem Zustand aber war die Pflanze dennoch dunkelstarr; denn als sie um 12 Uhr Mittags mit einer anderen im Phototonus befindlichen Pflanze derselben Art in's Finstere gestellt wurde, veränderte sie ihre Blattstellung nicht, ihre Blättchen blieben offen, während die andere binnen einer Stunde die tiefste Nachtstellung annahm und ihre Blättchen schloss. Alsdann wurden beide an das Fenster gestellt, wo die dunkelstarre Pflanze ihre Blattlage wieder unverändert beibehielt, die normale Pflanze ihre vorhin geschlossenen Blätter in einer Stunde bei trübem Himmel öffnete. Am Abend dieses Tages blieben die unteren 6 Blätter noch starr und offen, die oberen 8—9 Blätter schlossen sich aber; am nächsten Morgen jedoch breiteten sich alle Blätter wieder zur normalen Tagstellung aus.

Aehnlich, wenn auch in Nebendingen abweichend, verhielt sich Trifolium incarnatum.

Es is zu beachten, dass bei den von mir beobachteten Pflanzen die durch Dunkelstarre herbeigeführten Stellungen der Blätter viel mehr Aehnlichkeit mit der Tagstellung als mit der Nachtstellung phototonischer Pflanzen haben.

4) Vorübergehende Trockenstarre beobachtete ich nur bei Mimosa pudica; lässt man die Erde in den Töpfen, worin sie erwachsen sind, längere Zeit unbegossen, so nimmt mit zunehmender Trockenheit derselben die Reizbarkeit der Bewegungsorgane sichtlich ab, dann tritt eine fast vollständige Starre ein, wobei die Hauptstiele horizontal stehen, die Blättchen ausgebreitet sind. Dabei sind die für Reize unempfindlich gewordenen Blätter nicht welk und nicht schlaff; das Begiessen der Erde aber bewirkt binnen 2—3 Stunden die Wiederkehr der Reizbarkeit.

5) Vorübergehende Starrezustände durch chemische Einflüsse. In diese Kategorie rechne ich vor Allem den von Dutrochet[1]) als Asphyxie bezeichneten Zustand, welcher bei Mimosen eintritt, wenn sie im Vacuum der Luftpumpe verweilen. Während

---

1) Dutrochet mém. pour servir etc. I. p. 562.

der Evacuation falten sich die Blätter, wohl in Folge der Erschütterung, zusammen; dann aber breiten sich die Blättchen aus, die Stiele richten sich auf, und indem die Blätter eine ähnliche Stellung wie bei der Dunkelstarre annehmen, bleiben sie nun starr, sie sind weder periodisch beweglich noch für Erschütterung reizbar. An die Luft gebracht, wird die Pflanze wieder beweglich. Es ist kaum zweifelhaft, dass das Vacuum wesentlich durch Entziehung des atmosphärischen Sauerstoffs, also durch Aufhebung der Athmung den Starrezustand bewirkt.

Kabsch[1]) bestätigte diese Angaben und zeigte, dass auch die Staubfäden von Berberis, Mahonia und Helianthemum in Vacuum ihre Reizbarkeit verlieren, um sie an der Luft wieder zu gewinnen.

Auf eine blosse Aufhebung der Athmung ist es wohl zurückzuführen, wenn nach Kabsch die Reizbarkeit der genannten Staubfäden auch im Stickgase und Wasserstoffgas verschwindet und dann bei Luftzutritt wiederkehrt. Dagegen wird man es als eine positiv schädliche, chemische Einwirkung, als Vergiftung betrachten können, wenn nach demselben Beobachter die Reizbarkeit der Staubfäden von Berberis in reiner Kohlensäure oder in Luft, welche mehr als 40% davon enthält, verschwindet. Blieben sie 3—4 Stunden in Kohlensäure, so kehrte dann in Luft die Reizbarkeit erst in einigen Stunden wieder. Kohlenoxydgas zu 20—25% mit Luft gemischt, »vernichtete« die Reizbarkeit, während Stickoxydulgas sich indifferent verhielt. In Stickoxydulgas dagegen beugen sich die Staubfäden nach 1½—2 Minuten zum Stempel und verlieren ihre Reizbarkeit. Ammoniakgas scheint nach einigen Minuten einen vorübergehenden Starrzustand zu bewirken.

Auch in reinem Sauerstoffgas tritt nach Kabsch nach ½—1 Stunde ein Starrezustand ein, von dem sich die Staubfäden dann an der Luft wieder erholen. Chloroformdämpfe machen die Mimose im ausgebreiteten oder im gereizten, gefalteten Zustand vorübergehend starr.

6) Vorübergehende Starre durch electrische Einwirkung fand Kabsch[2]) bei dem Gynostemium von Stylidium; ein schwacher Strom wirkte wie Erschütterung reizend; ein stärkerer brachte Verlust der Reizbarkeit hervor, die sich aber nach ½ Stunde wieder einfand. — Bei Hedysarum gyrans wurden dagegen die durch Kältestarre (bei 12°C.) unbeweglichen Blättchen durch Einwirkung von Inductionsströmen in Bewegung versetzt.

§ 29. Mechanik der Bewegungen[3]). Den gesunden normalen, beweglichen Zustand der Bewegungsorgane als vorhanden vorausgesetzt, kommt es nun darauf an, zu zeigen, wie die Bewegungen in jedem einzelnen Fall zu Stande kommen. Es handelt sich dabei einerseits darum, diejenigen anatomisch-mechanischen Einrichtungen des Gewebes aufzuweisen, welche im Stande sind, unter dem Einfluss gewisser Kräfte räumliche Veränderungen zu bewirken, welche die bekannten Bewegungen zur Folge haben; andererseits ist sodann nachzuweisen, woher die Kräfte kommen, welche den beweglichen Apparat nun wirklich in Bewegung setzen. Dass es sich hierbei wesentlich um Apparate handelt, in denen Kräfte im Spannungszustand vorhanden sind, die durch einen geringen Anstoss in Action versetzt werden, geht schon daraus hervor, dass die Bewegungen durch Ursachen hervorgerufen werden, die nur durch ganz besondere Einrichtungen diesen Effect haben können, indem diese es bedingen, dass die Veranlassung zur

1) Kabsch, botan. Zeitg. 1862. p. 342.

2) Kabsch, botan. Zeitg. 1861, p. 358.

3) Die einzige allgemeine Darstellung derselben ist die von Hofmeister in Flora 1862. No. 32 ff., von der die unserige im Princip abweicht; auf Discussion unserer Meinungsverschiedenheiten in einzelnen Punkten gehe ich daher hier nicht ein.

wegung und die Bewegung selbst einander ganz disproportionirt sind. Wenn ıe leise Berührung der Unterseite des grossen Bewegungsorgans eines Mimosen-ıttes nicht nur dieses zu einer kräftigen Abwärtskrümmung veranlasst, sondern gar die Bewegung auch anderer Blätter nach sich zieht, so erinnert dies an das rhalten einer Dampfmaschine, die durch geringen Druck auf ein Ventil veran-sst wird, ihre gewaltigen Kräfte in Action zu setzen; für die wunderbare Um-tzung von Spannkräften in lebendige Kraft aber, welche das Licht an den perio-sch beweglichen Organen hervorruft, indem es dieselben veranlasst, aus der chtstellung in die Tagstellung überzugehen, fehlt es selbst an einem so fern genden Vergleich, es sei denn, dass man etwa daran denken wollte, wie das nnenlicht im Stande ist, im Focus einer Brennlinse ein Quantum Schiesspulver entzünden, das nun seinerseits durch die Expansion der Gase eine Maschine in wegung setzen oder die Kugel aus einem Lauf hinaustreiben kann.

Soweit die Beobachtungen bis jetzt reichen, sind es in den Bewegungsorganen r Pflanzen vorwiegend zweierlei Kräfte, welche, gegenseitig gespannt, den reiz-ren wie den periodisch beweglichen Zustand vermitteln, einerseits nämlich die ziehung des Wassers zu den in den Paremchymzellen des Schwellgewebes ent-ltenen Stoffen; andererseits die Elasticität[1] der Zellwände. Durch jene wird das rgescirende Parenchym kräftig ausgedehnt so lange, bis die Elasticität der Zell-ınde der endosmotischen Kraft das Gleichgewicht hält. Bei der Anordnung der ge-annten Schichten (Vergl. § 27) ist dieses Gleichgewicht nothwendig ein labiles; le Verstärkung des Turgors auf der einen Seite muss eine Krümmung nach der deren, jede Verminderung des Turgors einer Seite eine Krümmung nach dieser ben Seite hin bewirken. Da man nicht wohl annehmen kann, dass die Elasticität r Zellwände periodische Veränderungen erfahre, oder durch Lichtschwankungen d unbedeutende Erschütterung sich verändere, so bleibt unter den gegebenen Be-ıgungen nur übrig, die Spannungsveränderungen im Bewegungsorgan, also die Be-gungen selbst, auf Veränderungen des Turgors der Parenchymzellen zurückzu-ıren, Veränderungen, die nur dadurch eintreten können, dass Wasser in diese ı- oder austritt, und die Aufgabe ist nun im Wesentlichen die, zu zeigen, wie ses Ein- und Austreten des Wassers durch anatomische Einrichtungen ermög-ht, und durch welche Kräfte es eingeleitet wird. Wo es sich um den Eintritt des assers, also um die Steigerung der Turgescenz des Parenchyms im Ganzen er auf einer Seite des Organs handelt, da mag einstweilen die Annahme ge-gen, dass vermöge der endosmotischen Verhältnisse beständig das Streben rhanden ist, noch mehr Wasser in die Zellen aufzunehmen; grössere Schwierig-iten entstehen dagegen bei der Erwägung der Frage, warum ein Theil dieses t so grosser Kraft aufgenommenen Wassers durch geringe Erschütterung, oder rch Steigerung der Lichtintensität und durch innere unbekannte Ursachen (bei r spontan periodischen Bewegung) wieder abgegeben wird, um später durch ı gleiches Quantum wieder ersetzt zu werden. Mit der Beantwortung dieser age ist die Mechanik dieser Bewegungen wenigstens in ihren gröberen Zügen

---

1) Da verschiedene Schriftsteller die Begriffe Dehnbarkeit und Elasticität verwechseln, sei ausdrücklich bemerkt, dass ich hier unter Elasticität ausschliesslich das Streben es gedehnten Körpers, sich auf seine natürliche Dimensionen zusammenzuziehen, ver-he.

erkannt[1]). In wieweit diess bis jetzt gelungen, soll nun an einigen der genauer erforschten Bewegungsorgane kurz dargestellt werden.

1) Mechanik der durch Berührung oder Erschütterung hervorgebrachten Bewegungen.

a) Mimosa pudica.[2]) Das vollständig entwickelte, doppelt gefiederte Laubblatt besteht aus einem 4—6 Cm. langen Stiel, der vorn zwei Paare secundärer 4—5 Cm. langer Stiele trägt, deren jeder 15—25 Paare von 5—10 mm. langen, 1,5—2 mm. breiten Blättchen trägt. Alle diese Theile sind untereinander durch Bewegungsorgane verbunden; jedes Blättchen sitzt auf einem 0,4—0,6 mm. langen Bewegungsorgan der Spindel unmittelbar auf, diese aber ist mit dem Hauptstiel durch ein solches von 2—3 mm. Länge und circa 1 mm. Dicke verbunden. Die Basis des Hauptstiels selbst ist zu einem 4—5 mm. langen und 2—2,5 mm. dicken, beinahe cylindrischen Bewegungsorgan umgeformt, welches gleich denen der secundären Stiele auf der Unterseite mit vielen langen, steifen Haaren besetzt ist; die Oberseite ist spärlich oder gar nicht behaart.

Jedes Bewegungsorgan besteht aus einem verhältnissmässig sehr dicken Parenchymmantel, mit schwach ausgebildeter, spaltöffnungsfreier Epidermis, durchzogen von einem axilen, geschmeidigen, doch sehr wenig dehnbaren Fibrovasalstrang, der sich bei seinem Austritt in den rinnigen Stiel in mehrere Bündel auflöst. — Das Parenchym besteht aus rundlichen Zellen, die in der Umgebung des Stranges (8 Schichten umfassend) grosse luftführende Intercellularräume umschliessen, welche in den 18—20 äusseren Zellschichten immer kleiner werden, in den äusseren Schichten unter der Epidermis aber ganz fehlen. Vom Strang bis in die mittleren Gewebsschichten communiciren die lufthaltigen Intercellularen untereinander, die sehr kleinen der äusseren Schichten erscheinen als dreieckige, getrennte Binnenräume und an Schnitten (also im gereizten Zustande) mit Wasser gefüllt. — Die Zellen der Unterseite des Organs sind dünnwandig, die der Oberseite haben viel dickere, etwa 3 mal so dicke Wände von sog. reinem Zellstoff; neben ziemlich reichlichem Protoplasma mit Kern und kleinen Chlorophyll- und Stärkekörnchen enthalten die Zellen im Saftraum je einen kugeligen grossen Tropfen, der nach Pfeffer aus einer concentrirten Gerbstofflösung besteht und von einem feinen Häutchen umgeben ist.[3]) Die Reizbarkeit ist in jungen Organen schon vorhanden, wenn die Zellwände der Oberseite noch nicht dicker sind als die der Unterseite, und die genannten Kugeln noch fehlen.

Eine nur einigermaassen unsanfte Erschütterung der ganzen Pflanze bewirkt, dass sich die Bewegungsorgane sämmtlicher Hauptstiele abwärts, die der secundären Stiele nach vorn, die der Blättchen nach vorn aufwärts krümmen. Die vorher schief aufwärts gerichteten Hauptstiele werden daher horizontal oder schief abwärts gerichtet, während sich die secundären und die Blättchen zusammenschlagen. Dieser Zustand ist äusserlich mit der Nachtstellung der Blätter identisch, innerlich aber davon verschieden, indem eine Erschütterung auch bei dieser Stellung noch als Reiz wirkt und besonders eine tiefere Senkung des Hauptstiels veranlasst; auch ist, wie Brücke gezeigt hat, das gereizte Bewegungsorgan erschlafft, bei gleicher Belastung des Stiels biegsamer als vor dem Reiz; in der Nachtstellung dagegen ist das Organ steifer, weniger biegsam als in der Tagstellung. Bei den Bewegungsorganen der Haupt- und Nebenstiele genügt eine leise Berührung der Haare auf ihrer Unterseite, um

1) Diese Auffassung ist im Wesentlichen die schon von Brücke 1848 für Mimosen begründete und von Unger (Anat. u. Physiol. der Pfl. 1855) p. 414 vertretene.

2) Dutrochet mém. pour servir à l'histoire etc. Paris 1837. T. I, p. 545. — Meyen, neues System der Pfl.-Physiol. 1839. Band III, p. 516 ff. — Ernst Brücke im Archiv für Anatomie und Physiol. von Müller 1848, p. 434. — Brücke in Sitzungsberichten der kaiserl. Akademie der Wiss. Wien, 14. Juli 1864. Bd. 50. — Hofmeister, Flora 1852. No. 32 ff. — Sachs, Handbuch der Exp.-Physiol. 1866, p. 479 ff. — Paul Bert recherches sur les mouvements de la sensitive. Paris 1867. (Société des sc. phys. et natur. de Bordeaux. 3ième Cahier. 1866.)

3) Aehnliche Kugeln nach Unger auch bei Desmodium gyrans, Glycyrrhiza.

die Bewegung zu veranlassen, bei denen der Blättchen ebenso die leiseste Berührung der unbehaarten Oberseite. — Bei hoher Temperatur und grosser Luftfeuchtigkeit ist die Reizbarkeit sehr gesteigert, und jeder locale Reiz zieht auch Reizbewegungen in benachbarten Organen, oft selbst in allen Blättern einer Pflanze nach sich, eine Erscheinung, die man als Fortpflanzung des Reizes bezeichnet hat. Wird z. B. eines der vorderen Blättchen mit einer Scheere abgeschnitten oder sein Bewegungsorgan berührt, oder wird es dem Focus einer Brennlinse ausgesetzt, so nimmt es die Reizstellung an, dann folgen paarweise die nächst unteren und sofort immer entfernteren Blättchen; nach kurzer Pause beginnt das Zusammenlegen der Blättchen eines benachbarten secundären Stiels von unten nach oben, dann ebenso bei den anderen secundären Stielen; endlich; oft nach längerer Zeit erst, schlägt sich der Hauptstiel abwärts; dasselbe geschieht später mit dem Hauptstiel eines nächst unteren Blattes, auch wohl eines nächst höheren; die secundären Stiele und Blättchen derselben nehmen nun ebenfalls die Reizstellung an. So können im Lauf einiger Minuten alle Blätter in Bewegung gerathen; zuweilen werden dabei auch einzelne Organe übersprungen, die erst nachträglich sich bewegen. Die Fortpflanzung des Reizes scheint von oben nach unten, sowohl in den Blättern als im Stamm leichter als aufwärts stattzufinden. Ueberlässt man die Pflanze sich selbst, so breiten sich nach einigen Minuten die Blättchen und secundären Stiele wieder aus, die Hauptstiele richten sich auf, und die Blätter sind nun wieder reizbar.

Schneidet man an dem grossen Bewegungsorgan eines Hauptstiels das Parenchym der Oberseite bis zum axilen Strang weg, so richtet sich später der Stiel wieder auf und zwar steiler als sonst; auch behält das operirte Organ einen geringen Grad von Reizbarkeit; trägt man dagegen das Parenchym der Unterseite ab, so schlägt sich der Stiel steil abwärts und zeigt keine Reizbarkeit mehr. Die Unterseite allein ist also reizbar; das Parenchym der Oberseite ist nur Hilfsorgan bei der Bewegung, wie sich noch deutlicher zeigen wird.

Schneidet man eines der grossen Bewegungsorgane hart am Stamme weg, so krümmt es sich abwärts, indem ein Wassertropfen aus ihm heraustritt. Spaltet man es nun durch einen den axilen Strang halbirenden Längsschnitt in eine obere und untere Hälfte, so krümmt sich jene noch stärker abwärts, die untere wird fast gerade oder nur wenig abwärts gekrümmt. Noch deutlicher treten diese Krümmungen hervor, wenn man durch einen den vorigen kreuzenden Längsschnitt die beiden Hälften nochmals halbirt; die vier Stücke zeigen dann auch eine geringe seitliche einwärts gerichtete Krümmung. Trennt man ferner durch zwei Längsschnitte das obere und untere Parenchym vom axilen Strange ab, so krümmt sich jenes stark abwärts, dieses wenig aufwärts; dabei verlängern sie sich so, dass sie den axilen Strang beträchtlich überragen. — Diese und andere Versuche zeigen, dass eine beträchtliche Spannung des Parenchyms gegen den axilen Strang auch im gereizten und wasserarm gewordenen Hauptorgan besteht, und dass die Spannung in diesem Zustande grösser ist zwischen dem Parenchym der Oberseite und dem Strange als zwischen dem der Unterseite und dem Strang.

Legt man nun ein so präparirtes Organ (am Stiel befindlich) in Wasser, um den bei der Operation entstandenen Wasserverlust zu ersetzen, also einen Zustand zu erzeugen, der dem normalen ähnlich ist, so wird die Abwärtskrümmung der oberen Hälfte noch stärker; nun aber krümmt sich auch die Unterseite stark aufwärts, und ihr Gewebe, vorher schlaff, wird dabei sehr straff, fast knorpelartig, wie in der anderen Hälfte. Diess zeigt, dass die Turgescenz im Parenchym der Unterseite bei der mit Wasserverlust verbundenen Operation mehr abgenommen hat als die der Oberseite, und dass sie durch die Wasseraufnahme in höherem Grade zunimmt als bei dieser; mit anderen Worten, die reizbare Unterseite giebt ihr Wasser leichter ab als die Oberseite, nimmt es aber auch leicht wieder auf; das obere Parenchym strebt den axilen Strang i m m e r abwärts zu drücken, das untere aber strebt nur dann, ihn stark aufwärts zu krümmen, wenn es wasserreich ist; im wasserarmen Zustand also wird das ganze Organ abwärts gekrümmt sein, und nur im wasserreichen kann es aufwärts gekrümmt sein. Umgekehrt wird man nun bei dem am Stamm befindlichen Blatt schliessen dürfen, dass das Bewegungsorgan im aufgerichteten Zustand wasserreich, im ge-

reizten, abwärts gerichteten wasserarm sei. Diese Folgerung wird zunächst noch dadurch bestätigt, dass, wenn man an einer sehr empfindlichen Pflanze, entfernt von einem Blatte und ohne Erschütterung, mit einem sehr scharfen Messer in den Stamm schneidet, wo sofort bei dem Eindringen des Messers in's Holz ein grosser Wassertropfen austritt, dass dann das grosse Bewegungsorgan des nächsten Blattes sich abwärts krümmt, (also die Reizstellung annimmt) offenbar in Folge des Wasserverlustes, den es erleidet, indem die Saftspannung im Inneren der Pflanze plötzlich vermindert wird, wobei das Organ Wasser abgiebt.[1]) Ausserdem stimmt mit der gezogenen Folgerung die schon erwähnte, von Brücke zuerst constatirte Thatsache überein, dass das gereizte, abwärts gekrümmte Organ schlaffer, biegsamer ist als das ungereizte, was unter den vorhandenen Verhältnissen nur auf verminderter Turgescenz, also auf Wasserverlust beruhen kann. — Ferner darf man aus den obengenannten Versuchen schliessen, dass die Wasserabgabe bei dem gereizten Organ vorwiegend oder allein das Parenchym der Unterseite trifft, womit auch übereinstimmt, dass ein Organ, dessen oberes Parenchym weggenommen ist, noch reizbar bleibt, während nach Wegnahme des unteren alle Reizbarkeit aufgehoben ist. Eine deutlichere Einsicht in diese Vorgänge hat Pfeffer durch seine neuen Untersuchungen gewonnen, deren Resultate ich hier nach brieflichen Mittheilungen desselben folgen lasse. Durch sorgfältige lineare Messungen, am nicht gereizten und dann am gereizten Organ, wurde zunächst festgestellt, dass das Volumen des sich durch Reiz verkürzenden unteren Parenchyms abnimmt, das des oberen, indem es sich verlängert, zunimmt; die Volumenzunahme der Oberhälfte ist aber viel geringer als die Volumenabnahme der unteren; daraus folgt, dass das ganze Organ an Volumen abnimmt, während es sich in Folge eines Reizes abwärts krümmt. Diese Volumenabnahme des unteren Parenchyms erfolgt durch Austritt von Wasser, wie folgendes Experiment zeigt: nachdem man an der Grenze des Blattstiels das Bewegungsorgan da, wo der axile Strang noch ungetheilt ist, quer durchschnitten hat, ist das Organ zunächst nicht reizbar (und abwärts gekrümmt); lässt man aber die Pflanze im dampfgesättigten Raume stehen, so wird es nach kürzerer oder längerer Zeit wieder reizbar; auf einen Reiz tritt nun jedesmal sehr schnell Wasser aus der Schnittfläche, bei wasserreichen Pflanzen in nicht unbeträchtlicher Menge. Diese Flüssigkeit kommt, wie man bei Uebung nach Pfeffer ganz zweifellos feststellen kann, aus dem Parenchym und fast ausschliesslich aus demjenigen, welches den axilen Strang umgiebt und grössere Intercellularräume führt. Die Flüssigkeit kommt zuweilen unterhalb des Gefässbündels und an dessen Flanken allein zum Vorschein, oft indess auch oberhalb. Zuweilen sah Pfeffer auch den Querschnitt des Stranges selbst feucht werden. Ist an einem Organ das Parenchym der Oberseite weggenommen, und erfolgt an dem der Unterseite eine kräftige Reizbewegung, so kann man zuweilen auch Flüssigkeit aus der horizontalen Längsschnittfläche des Parenchyms hervortreten sehen; es ist also sicher gestellt, dass bei der Reizbewegung Wasseraustritt aus dem unteren Parenchym stattfindet; es giebt einen kleinen Theil seines Wassers an das obere Parenchym ab (wie aus den gen. Volumenmessungen folgt), ein grösserer Theil fliesst durch die Intercellularen seitlich ab, und ein, wie es scheint, kleiner Theil tritt in den axilen Strang. Das ganze an dem unteren Parenchym austretende Wasserquantum ist so gering, dass es im Augenblick der Reizkrümmung an den genannten Orten gewiss leicht Unterkommen findet.

Indem aus den gereizten Parenchymzellen der Unterseite Wasser aus- und in die Intercellularräume übertritt, muss die Luft der letzteren wenigstens zum Theil verdrängt werden. Offenbar beruht darauf das schon von Lindsay bemerkte Dunklerwerden der gereizten Seite. Pfeffer befestigte den ungereizten Blattstiel, so dass das Organ auf Reiz sich nicht krümmen konnte; berührte er nun eine Stelle der reizbaren Seite, so sah er das Dunklerwerden blitzschnell von dem Berührungspunkt aus sich verbreiten. In diesem Fall giebt es keine andere Möglichkeit als die, dass Luft aus den Intercellularen verdrängt und durch Wasser ersetzt

1) Weitere Betrachtungen über den Erfolg dieses Versuchs s. in meinem Handbuche p. 482 ff.

wird, denn nur dadurch ist das Dunklerwerden erklärlich, dass in Folge des Ersatzes von Luft durch Wasser weniger Licht aus der Tiefe reflectirt wird. Die verdrängte Luft wird den Gesetzen der Capillarität zufolge sich in die grösseren Intercellularen im Umfang des axilen Bündels begeben, von wo aus sie leicht in die des Blattstiels weiter gelangt.

Wie es nun aber zugeht, dass eine leichte Berührung oder Erschütterung die stark turgescirenden Zellen der Unterseite veranlasst, einen Theil ihres Wassers durch die Zellwände austreten zu lassen, um es später wieder mit grosser Kraft aufzunehmen, bleibt einstweilen unerklärt.

Bei Tagstellung sieht man auf beiden Seiten des Organs leichte Querfältchen verlaufen, die bei der Reizkrümmung auf der Oberseite flacher, auf der Unterseite tiefer werden, was darauf hinweist, das die Unterseite bei der Reizkrümmung auch eine geringe passive Zusammendrückung erfährt; sie verkürzt sich zunächst in Folge ihres Wasserverlustes und der Elasticität ihrer Zellwände, wird dann aber durch die sich abwärts krümmende Oberseite noch comprimirt.

Bei den Bewegungsorganen der Foliola von Oxalis acetosella, wo die anatomischen und mechanischen Einrichtungen ähnliche sind,[1]) ist diese Compression viel stärker, und bei der Reizkrümmung entstehen diese Falten auf der Unterseite. Auch findet nach Pfeffer Volumenverminderung statt; da hier eine sehr beträchtliche Verlängerung des oberen Parenchyms bei der Reizbewegung nöthig ist, dürfte hier ein beträchtlicherer Uebertritt von Wasser aus dem unteren vor sich gehen. Abweichend von Mimosa sind die Organe von Oxalis auch nach Injection der Intercellularen mit Wasser noch reizbar, erschlaffen aber im injicirten Zustand dennoch durch Reiz; wahrscheinlich tritt also ein Theil des Wassers aus dem Organ in das Gewebe des Blattstiels und der Lamina. Die Senkung der Blätter[2]) von Oxalis acetosella und stricta bei plötzlich eintretendem Sonnenschein ist mit Erschlaffung wie die gleichsinnige Reizbewegung verbunden und mit dieser nach Pfeffer zu identificiren.

b) Die anatomischen und mechanischen Einrichtungen der Staubfäden der Berberideen, des Gynostemiums von Stylidium und der Blätter von Dionaea muscipula und Drosera sind noch zu wenig bekannt, als dass sich hier in Kürze etwas Belehrendes darüber sagen liesse.[3])

c) Dagegen sind die Staubfäden der Cynareen anatomisch und mechanisch genauer untersucht.[4]) Das Aeusserliche der Reizerscheinungen derselben im normalen Zustand wurde schon oben kurz beschrieben; zum Zweck genauerer Studien thut man wohl, einzelne Blütchen aus dem Capitulum herauszunehmen und die Corolle bis zum Ursprung der Filamente hinab wegzuschneiden oder die Corollenröhre, Staubfäden und den Griffel über der Insertion der Filamente quer durchzuschneiden und den frei gemachten Sexualapparat in feuchter Luft mittelst einer Nadel zu befestigen. Haben sich hier die Filamente von dem durch die Operation gegebenen Reiz erholt, so sind sie nach aussen convex oder auch concav vom Griffel hinreichend abstehend, um sich frei bewegen zu können. — Die Filamente sind nicht rund; ihr (bezüglich der Blüthe) radialer Durchmesser ist bedeutend kleiner als der tangentiale. Sie bestehen aus einem 3—4 schichtigen Mantel langer, cylindrischer durch grade dünne Querwände getrennter Parenchymzellen, umgeben von einer Lage ähnlich geformter Epidermiszellen (mit starker Cuticula), die an vielen Stellen zu Haaren aus-

---

1) Vergl. Sachs, bot. Zeitg. 1857. Tafel XIII.

2) Vergl. Batalin, Flora 1871. No. 16.

3) Man vergl. Unger, Anat. u. Phys. 1855, p. 419. — Suringar (über Drosera), Vereeniging voor de Flora van Neederland eng. den 15. Juli 1853. — Nitschke (über Drosera) in botan. Zeitg. 1860. No. 26 ff. — Snetzler (über Berberis) im Bulletin de la societé Vaudoise des sc. nat. X. 1869. — Kabsch (über Berberis, Mimulus u. a.), botan. Zeitg, 1861. No. 4. — Kabsch (über Stylidium), botan. Zeitg. 1861, p. 345. Taf. XIII.

4) F. Cohn: Contractile Gewebe im Pflanzenreich. Breslau 1861 (schles. Ges. f. vaterl. Cult 1861. Heft I). — Cohn in Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. XII. Heft 3. — Kabsch in bot. Zeitg. 1861. No. 4. — Unger, ebenda 1862. No. 15 und 1863, No. 16.

wachsen, deren jedes durch eine Längswand getheilt ist. Zwischen den Parenchymzellen liegen nach Unger ziemlich geräumige Intercellulargänge; die Mitte des Parenchyms ist von einem zarten Fibrovasalstrang durchzogen, der gleich der Epidermis von dem turgescirenden Parenchym stark gedehnt ist.

Berührt man bei dem zuerst genannten Präparat ein nach aussen convex gebogenes, unten an der Corolle, oben an der Antherenröhre befestigtes Filament, so wird es grade, also kürzer und legt sich an den Griffel an; geschieht diess bei allen Filamenten, so wird die beträchtliche Verkürzung derselben durch das Herabziehen der Antherenröhre bemerkbar; nach einigen Minuten verlängern sich die Filamente wieder, dabei convex nach aussen sich wölbend und sind dann wieder reizbar. — Benutzt man die zweite Art von Präparaten, wo die Filamente unten abgeschnitten frei beweglich sind, so überzeugt man sich leicht, dass jede Berührung derselben eine rasch erfolgende Krümmung bewirkt; berührt man die Aussenseite, so wird diese zuerst concav, dann convex, berührt man die Innenseite, so wird diese concav, darauf zuweilen ebenfalls convex. Die Verkürzung des gereizten Filaments beginnt im Moment der Berührung, erreicht nach einiger Zeit ihr Maximum, worauf sogleich wieder die Verlängerung beginnt, die anfangs rasch, dann immer langsamer werdend fortschreitet. Der Werth der Verkürzung eines gereizten Filaments wurde von Cohn bei Centaurea macrocephala und americana im Mittel aus vielen Messungen zu 12% der Länge des reizbaren Zustandes gefunden; jedoch ist dieser Werth, wie er selbst angiebt, wahrscheinlich zu klein. Unger, dessen Messungen genauer sein dürften, giebt eine Verkürzung von 26% an; dieser fand auch, dass dabei der tangentiale Durchmesser nicht zunimmt, während er dem radialen Durchmesser eine Zunahme von 18% der ursprünglichen Dicke zuschreibt und daraus (in einer geometrisch nicht gerechtfertigten Weise) folgert, dass bei der Reizung keine Volumenabnahme, sondern nur eine Formänderung des Filaments eintrete. Nach brieflichen Mittheilungen Pfeffer's ist die Dickenzunahme des Filaments jedoch viel geringer und reicht bei Weitem nicht aus, um bei der beträchtlichen Verkürzung eine Volumenabnahme auszuschliessen; er nimmt auch hier Austritt von Wasser aus den Zellen in die Intercellularräume in Folge des Reizes an, um so mehr, als es ihm gelang, auch hier die Erschlaffung durch den Reiz zu constatiren. In dem Maasse, wie Wasser aus den Parenchymzellen austritt, wird das ganze Gewebe durch die Elasticität der Parenchymwände, des gedehnten axilen Stranges und der Epidermis zusammengezogen. Dass die Verkürzung hier eine so beträchtliche ist, hängt mit der grösseren Dehnbarkeit der Parenchymwände und des axilen zarten Stranges zusammen, der dagegen nach Pfeffer bei Mimosa nur sehr wenig dehnbar ist.

2) Mechanik der durch Temperatur- und Lichtwechsel bewirkten Bewegungen.

a) Oeffnen und Schliessen der Blüthen. Abgesehen von einigen Angaben Dutrochet's und der Entdeckung Hofmeisters,[1]) dass die Blüthen von Tulipa bei Temperaturerhöhung sich öffnen, bei Temperaturerniedrigung sich schliessen, war bisher über die Mechanik dieser Bewegungen kaum etwas Brauchbares bekannt. Was ich hier darüber mitzutheilen habe, sind vorläufige Notizen, welche Dr. Pfeffer die Gefälligkeit hatte, mir zur Verfügung zu stellen; sie stützen sich auf noch nicht abgeschlossene Untersuchungen desselben. Das Oeffnen der Blüthen ist bei Crocus, Tulipa, Leontodon Taraxacum mit Verlängerung der Innenseite verbunden; eine merkliche Längenzunahme der Aussenseite findet nicht statt; die beugungsfähige Stelle liegt immer in der unteren Partie der Blumenblätter.

Innerhalb der gewöhnlichen Vegetationsbedingungen ist Feuchtigkeitswechsel der Umgebung nicht Ursache der Bewegungen, da diese auch unter Wasser stattfinden. Bei Crocus vernus, Tulipa Gesneriana und silvestris bewirken dagegen schon geringe Temperaturschwankungen auffallende Bewegungen; jede Steigerung der Temperatur bewirkt Oeffnen.

1) Hofmeister, Flora 1862, p. 517. — Boyer, Ann. des sc. nat. 1868. T. IX.

jede Erniedrigung Schliessen der Blüthen. Namentlich ist Crocus sehr empfindlich und reagirt schon auf Schwankungen von + oder — 0,5°C. Langsame und plötzliche Temperatursteigerung bewirken beide das Oeffnen; dieses und das Schliessen können in kurzer Zeit wiederholt hervorgerufen werden. — Wie überall, giebt es auch hier eine untere und obere Temperaturgrenze und eine Optimaltemperatur. Crocus z. B. öffnet sich erst über 8°C., bei mehr als 28°C. bringt jede Steigerung Schliessen der Blüthe hervor.

Bei constanter Temperatur influirt plötzlicher Beleuchtungswechsel bei Crocus, Tulpe, Compositen; Verdunkelung bewirkt Bewegung im Sinne des Schliessens, Beleuchtung umgekehrt. Doch können diese Bewegungen bei Crocus und Tulipa leicht durch geringe Temperaturschwankungen in die entgegengesetzten übergeführt werden. Spontane Periodicität ist bei Crocus und Tulipa auch vorhanden, jedoch gering, bei anderen noch zu nennenden Blüthen deutlicher.

Ornithogalum umbellatum, Anemone nemorosa und ranunculoides, Ranunculus Ficaria, Malope trifida sind ebenfalls durch Temperaturschwankungen zu jeder Tageszeit zum Oeffnen und Schliessen zu bewegen, doch keine dieser Blüthen so auffallend, wie Crocus.

Anders Taraxacum und andere untersuchten Compositen, sowie Blüthen von Oxalis rosea: Abends bringt ansehnliche Temperatursteigerung (z. B. 9° — 30°C.) kein Oeffnen zu Wege; wenn auch eine leichte, kaum merkliche Krümmung nach aussen. Des Morgens hingegen beschleunigt Temperatursteigerung das Oeffnen in sehr energischer Weise.

Blüthen von Taraxacum am Tage dunkel bei Temperatur unter 10°C. gehalten, öffnen sich kaum nennenswerth, sie öffnen sich dann aber am Abend durch Temperatursteigerung ziemlich schnell und vollkommen; des andern Morgens sind sie wieder bei gewöhnlicher Temperatur geschlossen, und öffnen sich nun bei Steigerung derselben nicht oder nur sehr wenig. Blüthen von einigen anderen Compositen und Oxalis, Tags über in Luft von 1—3°C. aufbewahrt, bleiben daselbst geschlossen und verhalten sich gegen Temperatursteigerung am Abend und Morgen wie Taraxacum. Uebrigens öffnen sich auch Tulpe und Crocus des Morgens, nachdem sie Nachts geschlossen waren, auf Temperatursteigerung schneller als am Abend, oder wenn sie nach dem ersten Oeffnen des Morgens durch niedere Temperatur wieder zum Schliessen gebracht wurden.

Während also bei Crocus und Tulpe die Temperaturschwankung jederzeit die Bewegung des Oeffnens und Schliessens veranlasst, wirkt sie dagegen bei den zuletzt genannten nur assistirend bei der spontanen Periode.

Beleuchtung und Verfinsterung influiren auch auf Compositen, doch bewirkt plötzliche Verdunkelung am Tage eine nur schwache Bewegung im Sinne des Schliessens. Blüthen von Leontodon hastilis, Scorzonera hispanica, Hieracien, die Tags über im Dunkeln stehen, öffnen sich durch spontane Periodicität, schliessen sich aber Abends unvollkommener als am Licht gehaltene; am zweiten Tag ist diess noch auffallender. Blüthen von Oxalis rosea, die sich an verdunkelten Zweigen entfalten, öffnen sich soweit wie am Licht, schliessen sich aber etwas unvollkommener als am Licht gebliebene Blüthen. Die spontane periodische Bewegung verläuft während der ganzen Blüthezeit ähnlich wie am Licht; die Blüthen von Bellis perennis dagegen breiten sich im Dunkeln plan aus und machen auffallend geringe periodische Bewegungen.

Die Krümmungen finden wie bei den erstgenannten Blüthen auch bei den Cichoriaceen (z. B. Taraxacum) am unteren Theil, hier also in der Röhre statt; Messung zeigt, dass die Innenseite sich verlängert, die Aussenseite ihre Länge behält.

Wie durch Wärme findet also auch durch Licht bei den Blüthen Verlängerung parenchymatischer Gewebe (der Innenseite) statt, was im directen Gegensatz zu dem Verhalten der Laubblätter steht, deren Bewegungsorgane, wie Pfeffer bei Phaseolus, Oxalis und Trifolium findet, ihr Schwellgewebe bei Licht verkürzen, bei Dunkelheit verlängern.

Die Verlängerung der Innenseite der Blumenblätter beim Oeffnen der Blüthe scheint nur möglich durch Formänderung oder Volumenzunahme der Zellen, doch fehlen noch die entscheidenden Thatsachen für eine oder die andere Alternative; jedoch konnte festgestellt

werden, dass die bei der Oeffnung der Blüthe thätige Krümmung auch an schmalen Längsstreifen der Blumenblätter in feuchter Luft erfolgt. — Von der Hand zu weisen ist jedenfalls die Annahme, als ob die Verlängerung der Innenseite bei Temperaturerhöhung durch Ausdehnung der in den Intercellularräumen enthaltenen Luft bewirkt werde; denn dann müsste auch bei Luftverdünnung Bewegung stattfinden, was nicht der Fall. — Das Oeffnen ist nach Pfeffer nicht mit Erschlaffung, aber auch nicht mit Zunahme der Steifheit verbunden.

b) Oeffnen und Schliessen der Laubblätter bei wechselnder Beleuchtung und Temperatur (Schlafbewegungen).[1] Werden Pflanzen mit beweglichen Laubblättern, wie die genannten Papilionaceen und Oxalideen,, nachdem sie am Licht gestanden haben, plötzlich verdunkelt, so nehmen die Blätter nach einiger Zeit die Nachtstellung an, indem sie sich, je nach der Art der Pflanze, aufwärts oder abwärts zusammenlegen (§ 27). Lässt man nun auf die im »schlafenden« Zustand befindlichen abermals Licht einwirken, so öffnen sich die Blätter wieder und nehmen die sogenannte Tagstellung an. In gleichem Sinne, wenn auch schwächer als vollständige Verdunkelung, wirkt auch blosse Beschattung.

Diese Thatsachen zeigen, dass Schwankungen der Lichtintensität Krümmungen der Bewegungsorgane veranlassen. Sind diese letzteren auch zugleich für Erschütterung reizbar, wie bei Mimosa und Oxalis acetosella, so bringt Verdunkelung eine ähnliche Blattstellung hervor wie Erschütterung. Die inneren Zustände sind dabei aber, wie bereits erwähnt, sehr verschieden; denn die durch Verdunkelung bewirkte Zusammenfaltung ist mit Steigerung der Steifheit der Organe, also mit Zunahme des Wassergehalts und der Turgescenz, die Reizstellung dagegen mit Abnahme derselben verbunden, wie Brücke zuerst (l. c.) an Mimosa zeigte; auch bei den nicht durch Erschütterung reizbaren Blättern von Phaseolus fand Pfeffer (nach brieflicher Notiz) die Nachtstellung mit Zunahme der Steifheit verbunden. Umgekehrt beruht demnach die durch nun eintretende Beleuchtung oder Steigerung der Lichtintensität bewirkte Tagstellung auf Verminderung der Steifheit (des Turgors); dann aber ist es die bei der Tagstellung concav werdende Seite des Organs (also bei den grossen Organen der Hauptstiele von Mimosa die Ober-, von Phaseolus die Unterseite), welche wasserärmer wird und sich zusammenzieht. Die Modalitäten dieses Vorgangs aber sind unbekannt. Temperatursteigerung dagegen, welche das Bewegungsorgan unmittelbar trifft, ist bei Oxalis, in geringem Grade auch bei Phaseolus (nach Pfeffer) mit Zunahme der Steifheit (also auch des Wassergehalts und Turgors) verbunden und bewirkt eine Bewegung im Sinne der Nachtstellung, also stärkere Turgescenz der Oberseite.

Wirken demnach Steigerung der Lichtintensität und Temperaturzunahme gleichzeitig auf ein und dasselbe Bewegungsorgan, so wird die Krümmung desselben eine resultirende beider Schwankungen sein; je nachdem die eine oder die andere überwiegt, wird das Blatt sich mehr der Tag- oder der Nachtstellung nähern.

Ausserdem hängt aber der Wasserreichthum der ganzen Pflanze und somit bis zu einem gewissen Grade auch der des Bewegungsorgans ab von dem Verhältniss der Transpiration zur Thätigkeit der Wurzeln; ist jene z. B. in der Nacht gering, diese dagegen bei feuchtem und warmem Boden kräftig, so wird die Pflanze immer wasserreicher, die Bewegungsorgane können kräftiger turgesciren, aber steifer werden, und wenn eine Seite des Organs (bei Mimosa am Hauptstiel die Unterseite) dabei die Oberhand gewinnt, so wird eine Krümmung desselben nach der Gegenseite hin (bei Mimosa also aufwärts) eintreten.[2] — Umgekehrt

---

1) Dutrochet mém. pour. servir etc. T. I, p. 509. — Meyen, neues System der Pflanzen-Physiol. T. III, p. 487. — Sachs, bot. Zeitg. 1857. No. 46, 47. — Bert rech. sur les mouvements de la sensitive. Paris 1867. — Millardet nouvelles recherches sur la peridicité de la sensitive. Marburg 1869.

2) Schon Millardet (l. c. p. 46 ff.) betonte, was hier im Auge zu behalten ist, dass bei Mimosa jede Aenderung der Gewebespannung (d. h. in unserem Sinne jede Turgescenzände-

wird Steigerung der Transpiration bei ungenügender Wurzelthätigkeit dahin streben, die Bewegungsorgane wasserärmer zu machen, also im Allgemeinen die Nachtstellung zu bewirken. Diese Vorgänge werden sich mit den directen Einwirkungen des Lichts und der Temperatur auf die Bewegungsorgane combiniren müssen, und so werden unter normalen Lebensverhältnissen, wo diese Bedingungen beständigen Schwankungen unterworfen sind, die Bewegungsorgane selten zur Ruhe kommen, auch abgesehen von den inneren Ursachen, welche die spontane periodische Bewegung vermitteln.

Genauer beobachtet sind die unter den combinirten Bedingungen des normalen Wechsels von Tag und Nacht stattfindenden Bewegungen bei Mimosa pudica, deren Blättchen zwar während der ganzen Nacht geschlossen, am Tage meist offen bleiben, deren Hauptstiele dagegen Tag und Nacht in continuirlicher Bewegung begriffen sind. Den ausführlichen Beobachtungen Bert's und besonders denen Millardet's verdankt man die Kenntniss der Thatsache, dass die Bewegungsorgane der Hauptstiele, nachdem sie am Abend sich scharf abwärts gekrümmt haben, sich vor Mitternacht wieder aufzurichten beginnen und damit fortfahren, bis vor Sonnenaufgang die Stiele ein Maximum steiler Aufrichtung erreichen; mit Sonnenaufgang beginnt eine rasche Senkung der Hauptstiele, während die anderen Theile des Blattes ihre ausgebreitete Tagstellung annehmen. Jene Senkung der Stiele schreitet nun immer fort bis zum Abend, wo mit Eintritt der Dunkelheit die tiefste Abwärtskrümmung erfolgt, und die anderen Theile ebenfalls die Nachtstellung einnehmen. — Die Senkung der Hauptstiele während des Tags und die entsprechenden Bewegungen der anderen Theile des Blattes werden sowohl am Vormittag wie am Nachmittag durch je eine geringere Hebung unterbrochen.

Bei dieser durch Tag und Nacht geregelten Periode fällt zunächst auf, dass mit Eintritt des Lichts eine Senkung der Blattstiele erfolgt, was mitten am Tag bei plötzlicher Verdunkelung geschieht (s. oben); ebenso dass mit zunehmender und abnehmender Lichtintensität nicht auch die Aufrichtung der Blattstiele, wie man nach dem Eingangs Gesagten erwarten könnte, gleichen Schritt hält; endlich bedarf der Erklärung, warum die am Abend tief abwärts gesenkten Stiele Nachts sich aufrichten und warum am Tage noch zwei Hebungen erfolgen.

Nachdem vorhin über die verschiedenen Combinationen der Temperatur und Lichtwirkung auf die ganze Pflanze sowie direct auf die Bewegungsorgane Gesagten könnte man nun etwa folgende Erklärung der Bert-Millardet'schen Tagesperiode versuchen:

Die tiefe Senkung der Stiele am Abend wird durch die Verdunkelung der Polster bedingt; ob schon während des Sinkens die Turgescenz in diesen zunimmt, ist zweifelhaft; jedenfalls aber steigt während der Nacht die Wasserfülle der Pflanze wegen der verminderten Verdunstung der Blätter; dadurch werden auch die Bewegungsorgane wasserreicher, was vorwiegend die Unterseite derselben trifft; sie richten sich daher immer steiler auf. Bei Sonnenaufgang, wo eigentlich das Licht eine noch steilere Aufrichtung bewirken sollte, nimmt jedoch die Transpiration zu, die Pflanze wird wasserärmer, die Organe also ebenfalls, schlaffer (was wieder besonders die Unterseite trifft), vielleicht auch in Folge der Wirkung der Temperaturzunahme direct auf die Polster. Unterdessen werden aber auch die am Ende der Nacht kälter und unthätiger gewordenen Wurzeln wieder erwärmt, und kräftigere Aufsaugung füllt die Pflanze stärker mit Wasser, was sich in der vormittägigen Hebung der Stiele ausspricht; die immerfort steigende Temperatur aber bewirkt von Neuem Verminderung des Wassers in der Pflanze und in den Organen der Stiele, und vielleicht wirkt sie direct auf die letzteren im Sinne der Schlafbewegung, es erfolgt also um Mittag eine Senkung, auf welche jedoch am Nachmittag eine zweite Hebung eintritt, vielleicht in

---

rung) in dem Bewegungsorgan der Hauptstiele auf der reizbaren Unterseite kräftiger eintritt als auf der Oberseite, und dass eben darauf die periodischen Bewegungen zunächst beruhen. Wo die Schlafstellung mit Aufrichtung verbunden ist, wie an den foliolis von Mimosa oder bei denen von Trifolium, wird man diess für die Oberseite annehmen dürfen.

Folge der mit nun sinkender Temperatur auch sinkenden Transpiration; gegen Abend jedoch nimmt die Lichtintensität ab, die eintretende Verdunkelung wirkt direct auf die Organe im Sinne der Nachtstellung. Weitere Untersuchungen mögen zeigen, inwiefern dieser aus sehr mangelhafter Kenntniss der einzelnen Bewegungsursachen geschöpfte Erklärungsversuch etwa genügend sein mag.

3, Ueber die Mechanik der **spontan** periodischen Bewegungen, deren Existenz oben (§ 27) bewiesen wurde, lässt sich gegenwärtig noch weniger als über die der Schlafbewegungen sagen. Dass es sich auch hier um abwechselnde Verlängerung und Verkürzung des Parenchyms der Ober- und Unterseite des Organs handelt, leuchtet sofort ein; dass diess auch hier wesentlich durch Ein- und Austritt von Wasser bewirkt wird, ist mehr als wahrscheinlich. Wodurch nun aber bei constanter Temperatur, Beleuchtung und Wasserfülle der ganzen Pflanze die Turgescenz bald der einen, bald der anderen Seite des Organs sich steigert und vermindert, ist ganz ebenso unbekannt, wie warum bei nutirenden, wachsenden Stengeln und Ranken bald die eine Seite bald die andere zeitweilig rascher wächst.

Sechstes Kapitel.

Die Sexualität.

§ 30. Das Wesen der Sexualität liegt darin, dass im Verlauf der Entwickelung der Pflanze zweierlei Zellen erzeugt werden, die einzeln für sich nicht weiter entwickelungsfähig sind, aus deren materieller Vereinigung aber ein entwickelungsfähiges Product hervorgeht.

In verhältnissmässig nur wenigen Fällen und nur bei sehr einfach gebauten Pflanzen, wie den Desmidieen und Mesocarpeen, Volvocineen sind die beiden sich vereinigenden Zellen von gleicher Entstehung, gleicher Grösse, Form und gleichem Verhalten bei der Verschmelzung [1]; dennoch sind sie wahrscheinlich auch hier innerlich verschieden; da sonst die Nothwendigkeit ihrer Vereinigung zu einem entwickelungsfähigen Product (hier der Zygospore) nicht einzusehen wäre; bei manchen anderen Conjugaten, wie den Spirogyren, tritt dieser innere Unterschied wenigstens darin zu Tage, dass die eine der conjugirenden Zellen zu der anderen unbeweglichen hinübergleitet; gewöhnlich aber, und schon bei vielen Algen (Vaucheria, Oedogonium, Coleochaete, Fucus u. a.) und Pilzen (Saprolegnieen), ferner bei allen Charen, Muscineen und Gefässpflanzen macht sich eine vielseitige Verschiedenheit der Sexualzellen in Grösse, Form, Beweglichkeit, Entstehung und Betheiligung an der Bildung des sexuellen Products geltend, eine Verschiedenheit, die zumal bei den Algen und Pilzen in den mannigfaltigsten Abstufungen hervortritt, so dass zwischen der Conjugation gleichartiger Zellen und der Befruchtung der Eizellen durch Spermatozoiden Uebergänge bestehen, die jede Grenze als künstlich und unnatürlich erscheinen lassen; auch die Differenz der Sexualzellen bildet sich wie die äussere und innere Gliederung der Pflanzen nur nach und nach

---

1) Vergl. De Bary: »Die Familie der Conjugaten«, p. 57 (Leipzig 1858). — Pringsheim. Monatsber. der Berliner Akademie. Octoberheft 1869 (Paarung der Schwärmsporen). — Vergl. ...er, botan. Abhandl. von Hanstein. 1871. Heft II, p. 70 ff.

und schrittweise heraus, und es ist gerade desshalb wahrscheinlich, dass auf den niedersten Stufen des Pflanzenreichs (z. B. bei den Nostocaceen) überhaupt noch keine Sexualität besteht, oder dass es wenigstens einmal Pflanzen der einfachsten Organisation gab, bei denen sie noch nicht bestand.

Ueberall, wo eine äussere Verschiedenheit der beiden Sexualzellen wahrnehmbar ist, verhält sich die eine bei der Vereinigung activ, sie verliert aber dabei ihre selbständige Existenz; die andere erscheint bei der Vereinigung passiv, sie nimmt die Substanz jener in sich auf und liefert die meist weit überwiegende Masse des ersten Bildungsmaterials för das unmittelbare Product der Vereinigung; jene wird als männliche, diese als weibliche Zelle (Eizelle, Ei) bezeichnet.

Diese wesentlichsten Momente der Sexualität lassen sich noch bei der Befruchtung der Ascomyceten und Florideen aufweisen, wenn auch die äussere Erscheinung der Befruchtungsorgane, des Ascogons und Trichophors einer-, des Pollinodiums andererseits von der bei anderen Pflanzenklassen auffallend verschieden ist[1].

Gewöhnlich befindet sich die weibliche Zelle während des Geschlechtsactes im Zustand einer hautlosen, nackten Primordialzelle (nicht so bei den Ascomyceten und Florideen); sie entsteht entweder durch blosse Contraction des Protoplasmakörpers einer vorher schon mit Zellhaut umkleideten Zelle (Oogonium der Vaucherien, Oedogonien, Coleochaeten, bei den Muscineen und Gefässkryptogamen), oder durch Theilung des Protoplasmas einer solchen unter Contraction und Abrundung (Saprolegnieen, Fucaceen), oder durch freie Zellbildung, wie im Corpusculum der Coniferen (?) und im Embryosack der Angiospermen. In diesen Fällen ist die Eizelle kugelig oder ellipsoidisch, nur bei den Angiospermen zuweilen von grösserer Länge; im Allgemeinen hat sie die einfachste Form, welche die Pflanzenzelle anzunehmen im Stande ist, mit der äusseren Abrundung ist auch der Mangel innerer Differenzirung verbunden, wenigstens erscheint diese, wo sie vorhanden ist (Chorophyll und körnige Einschlüsse bei Oedogonien und anderen Algen) als ein für die Befruchtung selbst nebensächliches Moment. — Die Eizelle (oder das ihr äquivalente Ascogon) ist niemals activ beweglich, auch wenn sie, wie bei den Fucaceen, nach aussen entleert wird und durch die anhängenden Spermatozoiden in Rotation geräth; gewöhnlich bleibt sie in der sie erzeugenden Mutterzelle (Oogonium bei Algen und Pilzen, Centralzelle des Archegoniums der Muscineen und Gefässkryptogamen, Corpusculum der Gymnospermen, Embryosack der Angiospermen) eingeschlossen, wo sie die Befruchtung durch die männliche Zelle erwartet. Während die letztere durch die Vereinigung als Zelle zu Grunde geht, wird die Eizelle zu einer vollständigeren Individualisirung angeregt, die sich zunächst überall durch Bildung einer Zellstoffhaut ausspricht, auch dann, wenn die Eizelle durch blosse Contraction des Protoplasmas eines Oogoniums entstand, in dessen Zellhaut sie noch eingeschlossen liegt, wie bei den Oedogonien und Vaucherien; auch in dieser Hinsicht verhält sich die Zygospore der Conjugaten und Mucorineen wie eine befruchtete Eizelle.

Die männlichen Zellen zeigen in ihrer Form und ihrem Verhalten bei der Befruchtung grössere Verschiedenheiten. Sie bewegen sich immer zu der ruhenden

---

1) De Bary: Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pilze. (Frankfurt.) Heft III am Schluss.

Eizelle hin; passiv vom Wasser getragen bei den Florideen, activ schwimmend bei den Fucaceen, Vaucherien, Oedogonien und anderen Algen, bei manchen Saprolegnieen, bei allen Characeen, Muscineen und Gefässkryptogamen; oder die männliche Zelle wächst zur weiblichen hin (Antheridienschläuche mancher Saprolegnieen, die Pollinodien der Ascomyceten) oder sie wird passiv auf das Conceptionsorgan übertragen, wie das Pollenkorn der Phanerogamen die Befruchtungskörper der Florideen. — Die grosse Verschiedenheit der Gestalt der männlichen Zellen tritt hinreichend hervor, wenn man die rundlichen, schwärmsporenähnlichen Spermatozoiden der Oedogonien und Coleochaeten mit den fadenförmigen der Characeen, Muscineen und Gefässkryptogamen und mit dem Pollenschlauch der Phanerogamen vergleicht; offenbar ist die Form wesentlich darauf berechnet, die richtige Bewegung zu vermitteln, den befruchtenden Stoff in einer den jeweiligen Verhältnissen entsprechenden Weise zur weiblichen Zelle hinzutragen, während für die Befruchtung der letzteren selbst wohl nur die Qualität des Stoffes in Betracht kommt. — Nach dem gegenwärtigen Stande der Beobachtungen darf man annehmen, dass die Befruchtung immer in einer Vermischung der befruchtenden Substanz der männlichen Zelle mit dem Protoplasma der weiblichen besteht; bei der Conjugation ist die Vermischung durch die Verschmelzung beider Zellen gegeben, bei der Befruchtung der Oedogonien und Vaucherien wurde von Pringsheim das Eindringen des Spermatozoids in das Protoplasma der Eizelle und seine Auflösung in diesem beobachtet; die Spermatozoiden der Muscineen und Farne wurden von Hofmeister, die der Marsilien von Hanstein bis in die Archegonien, die der Farne von Strasburger bis in die Eizelle hinein verfolgt; dass nun auch bei den Phanerogamen eine Vermischung gewisser durch Diffusion übertretender Stoffe des Pollenschlauchs mit der Eizelle, bei dem Ascomyceten des Pollinodiums mit dem Inhalt des Ascogons stattfindet, darf aus der Analogie geschlossen werden; es wäre sonst unerklärlich, wie die blosse Berührung des oft dickwandigen Pollenschlauchs mit dem Embryosack resp. des Pollinodiums mit dem Ascogon dieses befruchten sollte, während bei jenen eine so vollständige Verschmelzung der männlichen und weiblichen Zelle dazu nöthig ist.

Gewöhnlich ist das durch den Sexualact erzeugte Product ein neues Individuum in dem Sinne, dass dasselbe mit der Mutterpflanze in keinem organisirten Zusammenhange mehr steht, mit ihm nicht verwachsen ist; so ist es selbst bei den Muscineen, wo das Sporogonium, und bei den Phanerogamen, wo der Embryo von der Mutterpflanze zwar ernährt wird, ein wirklicher Gewebeverband zwischen ihr und der Letzteren jedoch nicht besteht. Ganz abweichend davon verhalten sich die Ascomyceten (Peziza, Eurotium, Erysiphe), und Florideen, bei denen durch die Befruchtung das weibliche Organ selbst oder mit ihm verbundene Zellen zu neuer Sprossung angeregt werden, aus welcher der Fruchtkörper und die von ihm umhüllten Sporen hervorgehen; erst nach Vollendung dieses durch den Sexualact angeregten, complicirten Vegetationsvorganges werden die an sich ungeschlechtlichen Sporen frei, um nun mit der Mutterpflanze nicht verwachsene Individuen zu erzeugen.

Die Sexualzellen derselben Pflanze sind nicht bloss äusserlich verschieden: die Unfähigkeit jeder einzelnen für sich, einen neuen Entwicklungsprocess einzuleiten, während beide zusammen ein lebensfähiges Product liefern, zeigt, dass ·– ›r jeden gewisse Eigenschaften fehlen, welche die andere besitzt und ergänzt.

Diese Verschiedenheit der Sexualzellen, die sexuelle Differenz, wird auf einem mehr oder minder langem Wege vorbereitet, durch den Geschlechtsact ausgeglichen, das geschlechtlich erzeugte Product verdankt seine Entstehung der Ausgleichung der sexuellen Differenz. Bei den Conjugaten u. a., wo die sexuelle Differenz äusserlich gering, oft selbst unmerklich ist, sind auch die vorausgehenden Entwickelungsprocesse gleichartig, die Mutterzellen und Urmutterzellen der beiden Sexualzellen sind äusserlich nicht verschieden. Wo aber die sexuelle Differenz grösser wird, da erscheint sie schon in den vorausgehenden Entwickelungsprocessen vorbereitet; so ist die Mutterzelle der Spermatozoiden der Oedogonien anders geformt als die Mutterzelle des Eikörpers; die Verschiedenheit in der Vorbereitung macht sich bei den Oedogonien mit Zwergmännchen besonders auffallend geltend. Bei den Vaucherien sind die Zweige, welche zu Antheridien werden, schon frühzeitig von denen verschieden, welche das Oogonium bilden; die geschlechtliche Differenz der Characeen wird in der ganz verschiedenen Entwickelung der Sporenknospen und Antheridien weit ausholend vorbereitet, auch die Stellung beider Geschlechtsorgane am Blatt ist hier eine constant verschiedene; ebenso wird bei den Muscineen und Gefässkryptogamen die Entstehung der Spermatozoiden und die der Eizellen durch die Bildung der Antheridien und Archegonien in verschiedener Weise vorbereitet; bei den Phanerogamen sind Pollen- und Eizellen immer Producte verschiedener Gebilde, der Antheren und Samenknospen, deren Verschiedenheit lange vor der Anlage der Geschlechtszellen selbst hervortritt. — Die Vorbereitung beschränkt sich aber nicht auf die Verschiedenheit der Organe, welche die Sexualzellen unmittelbar produciren, sie greift in den verschiedenen Classen oft so weit zurück, dass die ganze Pflanze als männliche oder weibliche Pflanze sich ausbildet, indem sie nur männliche oder nur weibliche Geschlechtszellen erzeugt; so schon bei manchen Algen, Characeen, Moosen, den Prothallien der Gefässkryptogamen; bei den Phanerogamen wird die Blüthe eine männliche oder eine weibliche, oder die ganze Pflanze bringt nur männliche oder weibliche Blüthen.

Dieses Zurückgreifen der Sexualdifferenz auf weit vorausgehende Entwickelungsprocesse, diese weit ausholende Vorbereitung zeigt, wie gross die innere Verschiedenheit sein muss, die schliesslich zwischen den Eigenschaften der männlichen und weiblichen Zelle besteht. Sehr merkwürdig ist dabei die Thatsache, dass die sexuelle Vorbereitung selbst über die durch den Generationswechsel gegebenen Wendepunkte in der Entwickelung des Individuums hinausgreift: bei den Algen, Characeen, Muscineen, Farnen, Equiseten stellt sich der Generationswechsel so dar, dass die eine der Wechselgenerationen während ihrer Entwickelung die Geschlechtsdifferenz ausbildet, dass dagegen in der folgenden Generation die sexuelle Differenz ausgeglichen ist; man hat also in diesen Fällen eine geschlechtliche und eine ungeschlechtliche (neutrale) Generation im Entwickelungsgang des Individuums; die ungeschlechtliche Generation ist das Product der Ausgleichung der sexuellen Differenz der Geschlechtsgeneration; beide Generationen sind zumal bei den Muscineen und Gefässkryptogamen morphologisch wesentlich verschieden, sie folgen ganz verschiedenen Entwicklungsgesetzen, einer der Wendepunkte tritt dabei immer in der befruchteten Eizelle ein; das aus der ungeschlechtlichen (neutralen) Spore entwickelte Prothallium der Farne und Equiseten z. B. ist morphologisch ein Thallus ohne Blätter und ohne Wurzeln, physio-

logisch ist seine Bedeutung durch die Erzeugung der Antheridien und Archegonien bestimmt; die befruchtete Eizelle des Archegoniums dagegen bildet das Farnkraut, morphologisch charakterisirt durch die Differenzirung in Stamm, Blatt, Wurzel; in geschlechtlicher Beziehung aber ist diese morphologisch differenzirte Pflanze indifferent, neutral, sie entwickelt keine männlichen und weiblichen Zellen, aber ungeschlechtliche Sporen. Vergleicht man nun mit diesen Verhältnissen den Entwickelungsgang der Rhizocarpeen und Selaginellen, so zeigt sich, dass die beiden Generationen, Prothallium und sporenbildende Laubpflanze, noch wesentlich in demselben Verhältniss zu einander stehen wie bei den Farnen und Equiseten; allein die sexuelle Differenz greift hier schon auf die Spore selbst zurück, die Sporen sind von zweierlei Art, grosse weibliche, welche das kleine weibliche Prothallium erzeugen, und kleine männliche, welche nur Spermatozoiden bilden. Die Vorbereitung dieser sexuellen Differenz macht sich schon innerhalb der ungeschlechtlichen Generation dadurch geltend, dass Sporangien von bestimmter Stellung nur weibliche, andere nur männliche Sporen bilden; bei Salvinia greift die Vorbereitung noch weiter zurück, insofern jede ganze Sporenfrucht nur weibliche, oder nur männliche Sporangien erzeugt. Es wurde nun schon früher gezeigt, wie bei den Phanerogamen der Embryosack der grossen, das Pollenkorn der kleinen Spore der heterosporen Gefässkryptogamen, wie ferner das Endosperm dem Prothallium derselben entspricht. Das Endosperm (Prothallium) erscheint hier nicht mehr als selbständiger Organismus, sondern nur noch als Theil der vorhergehenden Generation, bei den Angiospermen ist es oft schon der Anlage nach rudimentär, zuweilen fehlt es, die weibliche Geschlechtszelle (Eizelle, Keimbläschen) ist hier das unmittelbare Product des Embryosackes, der der grossen Spore entspricht: die eigentliche Geschlechtsgeneration tritt also immer mehr zurück, sie wird als solche bedeutungslos, aber die sexuelle Differenz greift auf die sporenbildende Generation zurück, diese selbst bildet in sich, d. h. an ihren Staubblättern und Samenknospen die Geschlechtsorgane, und, wo die phanerogame Pflanze eine diöcische ist, da trifft die sexuelle Differenz das ganze Individuum, es ist entweder weiblich oder männlich; bei allen Kryptogamen dagegen ist es immer nur die eine Generation im Entwickelungsgange des Individuums, welche diöcisch auftreten kann.

Diese hier nur angedeuteten Betrachtungen zeigen, dass die sexuelle Differenz bei verschiedenen Pflanzenclassen in einem ganz verschiedenen Verhältniss zu der morphologischen Differenzirung steht, welche sich im Generationswechsel ausspricht. Damit hängt die fernere Thatsache innig zusammen, dass das Product der befruchteten Eizelle bei verschiedenen Pflanzen die verschiedenste morphologische Bedeutung hat. Bei den Conjugaten ist es eine Zygospore, aus der sich später Zellengenerationen entwickeln, die den Mutterzellen der Zygospore gleichen, bei den Vaucherien, Oedogonien, Coleochaeten ist das Product der Sexualzellen die Oospore, aus der sich eine ungeschlechtliche Generation entwickelt, die aber auf verschiedene Weise aus der Oospore hervorgeht; bei den Muscineen ist das neutrale Product der befruchteten Eizelle die sogenannte Moosfrucht, bei den Gefässkryptogamen und Phanerogamen ist es die belaubte und bewurzelte Pflanze.

Der durch die Vereinigung der Sexualzellen, durch die Befruchtung hervorgerufene Entwicklungsprocess beschränkt sich gewöhnlich nicht bloss auf den erzeugten Embryo, sondern auch in der Mutterpflanze selbst finden mannigfaltige Veränderungen statt, bei den Coleochaeten ist die Berindung der Oospore eine solche, bei den Characeen wachsen nach der Befruchtung die Hüllschläuche der Sporenknospe, ihre Windungen werden zahl-

reicher, ihre Häute verholzen auf der Innenseite; bei den Lebermoosen entstehen verschiedene Umhüllungen aus der Mutterpflanze, welche die in der Calyptra eingeschlossene Frucht umgeben; bei den Laubmoosen ist die Bildung der Vaginula, bei allen Muscineen die Aussbildung der Calyptra selbst hierher zu rechnen. Das den heranwachsenden Farnembryo umgebende Gewebe des Prothalliums wächst anfangs lebhaft mit; bei den Phanerogamen beruht die ganze Ausbildung des Samens und der Frucht auf den in der Mutterpflanze durch die Befruchtung in der Eizelle hervorgerufenen Veränderungen. Die beiden merkwürdigsten Fälle finden sich bei den Florideen und Ascomyceten einerseits, den Orchideen andererseits. Bei jenen bewirkt die Befruchtung überhaupt nicht unmittelbar die Bildung eines Embryos, sondern Wachsthumsvorgänge an der Mutterpflanze, in deren Folge das Cystocarp der Florideen, der Fruchtkorper der Ascomyceten entsteht. Bei den Orchideen dagegen machen sich schon vor der Befruchtung die Wirkungen der Pollenschläuche auf die Mutterpflanze geltend; Hildebrand[1]) zeigte, dass bei allen untersuchten Orchideen zur Zeit der Bestäubung die Samenknospen noch nicht conceptionsfähig sind, bei manchen (Dendrobium nobile) sind sie noch nicht einmal angelegt; erst durch das Wachsthum der Pollenschläuche im Gewebe der Narbe und des Griffels bilden sich die Samenknospen so weit aus, dass endlich die Befruchtung stattfinden kann; bei den Orchideen ist die Entstehung der weiblichen Zelle ein Resultat der Bestäubung, sie entsteht durch die Wirkung des männlichen Pollenschlauches auf das Gewebe der Mutterpflanze.

Wenn der Embryo sich innerhalb der Mutterpflanze ausbildet, wie bei den Muscineen und Gefässkryptogamen, so entzieht er dieser seine Nährstoffe, was bei letzteren mit völliger Erschöpfuug und dem Absterben des Prothalliums verbunden ist; bei den Phaenerogamen wird nicht nur der Embryo meist schon innerhalb der Frucht weit ausgebildet, sondern auch durch die Anhäufung von Reservenahrung im Samen, durch die Ausbildung der Frucht eine grosse Masse von Assimilationsproducten der Mutterpflanze entzogen; in vielen Fällen wird diese auch hier völlig erschöpft, sie giebt alle disponiblen Bildungsstoffe an die Samen und Früchte und stirbt ab (monocarpe Pflanzen). Es leuchtet ein, dass alle diese Veränderungen, die mannigfaltigsten Bewegungen der Stoffe in der Mutterpflanze, welche mit jenen Vorgängen verbunden sind, Folgen der Befruchtung sind, weit greifende Folgen, welche durch die Vereinigung mikroskopisch kleiner, für die beste Wage unwägbarer Zellen hervorgerufen werden.

§ 31. **Einfluss der Abstammung der Sexualzellen auf den Erfolg der Befruchtung.** Die männlichen und weiblichen Zellen oder die sie erzeugenden Organe entstehen entweder dicht neben einander oder weiter entfernt auf derselben Pflanze, oder sie entstehen auf verschiedenen Exemplaren derselben Pflanzenart; die Sexualzellen derselben Pflanzenart können also ihrer Abstammung nach mehr oder minder nahe verwandt sein, sie können sich zu einander verhalten wie Geschwister, wie Geschwisterkinder oder wie deren Enkel und Urenkel u. s. w. — Es fragt sich nun, welchen Einfluss diese Verwandtschaft in der Abstammung der männlichen und weiblichen Zellen auf den Erfolg der Befruchtung geltend macht. Gegenwärtig lässt sich zwar in dieser Beziehung kein allgemeines Gesetz aussprechen, aber die weit überwiegende Mehrzahl der Erscheinungen deutet darauf hin, dass *die geschlechtliche Vereinigung zu nahe verwandter Sexualzellen für die Erhaltung der Pflanzen nachtheilig ist, und zwar im Allgemeinen um so mehr, je weiter die morphologische und sexuelle Differenzirung fortschreitet.* Nur bei wenigen niederen Pflanzen kommt es vor, dass die sich

---

1) Hildebrandt in Bot. Zeitung 1863, p. 341.

fruchtbar vereinigenden Sexualzellen Schwesterzellen sind; so z. B. bei Rhynchonema unter den Conjugaten; aber schon bei den meisten anderen Algen und Pilzen sind die Sexualzellen derselben Pflanze von entfernterer Verwandschaft (Spirogyra, Oedogonien, Fucus platycarpus u. a.), und überall da, wo die Befruchtung durch activ oder passiv bewegliche Spermatozoiden vermittelt wird, ist wenigstens die Möglichkeit gegeben, dass sie mit Eizellen von entfernterer Abkunft zusammentreffen; schon bei den Vaucherien, wo das Antheridium die Schwesterzelle des Oogoniums ist, deutet die Krümmung der ersteren und die Richtung, in welcher die Spermatozoiden entleert werden, darauf hin, dass die Befruchtung gewöhnlich nicht zwischen den neben einander stehenden, sondern zwischen entfernteren Organen oder selbst zwischen denen verschiedener Exemplare stattfindet. Das Streben, nur Sexualzellen von möglichst verschiedener Abstammung innerhalb derselben Art zur Befruchtung zuzulassen, macht sich durch sehr verschiedene Einrichtungen geltend, in einfachster Weise zunächst dadurch, dass auf jedem geschlechtlichen Exemplar der Pflanze nur männliche oder nur weibliche Organe erzeugt werden; zwischen den beiden zur Vereinigung kommenden Sexualzellen liegt also der ganze Entwickelungsprocess der beiden betreffenden Pflanzen, wenn sie von derselben Mutterpflanze, und eine noch längere Entwickelungsreihe, wenn die betreffenden Pflanzen selbst von verschiedenen Mutterpflanzen abstammen. Diese Vertheilung der Geschlechter, die wir allgemein als diöcische bezeichnen können, findet sich nun in allen Classen und Ordnungen des Pflanzenreichs verbreitet, und eben diese Verbreitung weist darauf hin, dass es eine für die Erhaltung der verschiedensten Arten nützliche Einrichtung ist; so finden wir den Diöcismus bei vielen Algen, z. B. den meisten Fucaceen, bei manchen Saprolegnien, bei manchen Characeen (Nitella syncarpa u. a.), bei vielen Muscineen, am Prothallium mancher Farne (Osmunda regalis), der meisten Equiseten, ferner bei vielen Gymnospermen und Angiospermen.

Ist der Pflanzenkörper, welcher die Sexualorgane producirt, an sich schon gross oder doch reich gegliedert, so wird eine weit entfernte Verwandschaft der beiderlei Sexualzellen schon dadurch erreicht, dass sich die männlichen auf anderen Zweigen als die weiblichen entwickeln; auch dieses Verhältniss, welches allgemein als Monöcismus bezeichnet werden kann, ist im Pflanzenreiche weit verbreitet [manche Algen, viele Muscineen, sehr viele Gymnospermen und Angiospermen [1])].

Aber auch das für den oben ausgesprochenen Satz scheinbar ungünstigste Verhältniss ist im Pflanzenreich häufig realisirt, indem die Geschlechtsorgane dicht beisammen entstehen, die Sexualzellen also von naher, wenn auch nicht immer nächster Abstammung sind; so producirt derselbe Zellenfaden der Oedogonien männliche und weibliche Zellen, derselbe Vaucherienschlauch dicht neben einander Antheridien und Oogonien, dasselbe Receptaculum von Fucus platycarpus erzeugt Eizellen und Spermatozoiden, die Sporenknospe der meisten Characeen entsteht ganz dicht neben dem Antheridium auf demselben Blatt, die Archegonien und Antheridien mancher Moose (Bryumarten) sind in Zwitterblüthen zusammenge-

---

1) Auch die als Polygamie bezeichnete Geschlechtsvertheilung ist unter den Einrichtungen zu nennen, welche die beständige Selbstbefruchtung einer Blüthe oder eines Individiums verhindern.

stellt, die Prothallien vieler Farne produciren beiderlei Geschlechtsorgane nahe neben einander, bei den Angiospermenblüthen ist der Hermaphroditismus typisch und sehr allgemein. Allein in allen diesen Fällen, wo es scheinbar darauf abgesehen ist, die Vereinigung von Sexualzellen naher Verwandtschaft zu begünstigen, sind zugleich Einrichtungen vorhanden, welche es verhindern, dass die männlichen Zellen mit den neben ihnen erzeugten weiblichen zusammentreffen, oder es ist doch dafür gesorgt, dass diess nicht immer zu geschehen braucht; eine Thatsache, die zuerst von Kölreuter (1761) und Conrad Sprengel (1793) erkannt und von Darwin, Hildebrand und Anderen in neuerer Zeit erweitert wurde [1]). Gerade an den hermaphroditen Blüthen und den ihnen ähnlichen Geschlechtervertheilungen der Kryptogamen zeigt es sich sehr schlagend, dass das Zusammenwirken von Sexualzellen naher Verwandschaft für den Bestand der meisten Pflanzen schädlich sein muss, da so verschiedene, oft ganz erstaunliche Mittel angewendet werden, um die Befruchtung innerhalb eines hermaphroditen Geschlechtsapparates zu vermeiden.

Eines der gewöhnlichsten und einfachsten Mittel ist die Dichogamie, d. h. die ungleichzeitige Entwickelung der beiden Geschlechtsorgane innerhalb eines und desselben hermaphroditen Geschlechtsapparates, so dass die dicht neben einander erzeugten (nahe verwandten) Sexualzellen zu verschiedener Zeit functionsfähig werden, also nicht zusammenwirken können, die männliche Zelle muss mit der weiblichen eines andern hermaphroditen Geschlechtsapparates sich vereinigen. So ist es ganz gewöhnlich bei den hermaphroditen Blüthen der Angiospermen, aber auch bei den meisten Farnprothallien und bei den nicht diöcischen Characeen, wo die Sporenknospe zwar dicht neben dem Antheridium entsteht, aber später als dieses ihre sexuelle Reife erlangt (sehr auffallend z. B. bei Nitella flexis). Bei den dichogamen Phanerogamenblüthen werden zur Uebertragung des Pollens auf die Narbe anderer Blüthen die Insecten verwendet, zu welchem Zweck ganz besondere Einrichtungen der Blüthentheile vorhanden sind, die wir später noch näher betrachten wollen; bei den dichogamen Nitellen und Farnprothallien genügt die Bewegung der Spermatozoiden, die bei dichtem Wuchs der Pflanzen leicht auf die Archegonien benachbarter Prothallien oder auf die Sporenknospen anderer Nitellenblätter, oder selbst anderer Pflanzen dieser Art gelangen. Ob be den oben genannten Algen und manchen Muscineen Dichogamie verhanden ist, ist fraglich, jedenfalls ist aber durch die Beweglichkeit der Spermatozoiden und die sonstigen hier obwaltenden Verhältnisse die Möglichkeit gegeben, dass jene auf die Eizellen anderer Pflanzen oder anderer Zweige derselben Pflanze treffen.

Bei den Angiospermen kommen aber neben der häufigen Dichogamie noch ganz andere Einrichtungen vor, welche ausschliesslich den Zweck verfolgen, mit Hilfe der Insecten den Pollen hermaphroditer Blüthen auf die Narbe anderer Blü-

1) Conrad Sprengel (Das neu entdeckte Geheimniss der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen. Berlin 1793, p. 43) sprach zuerst den folgereichen Gedanken aus: »Da sehr viele Blumen getrennten Geschlechts und wahrscheinlich wenigstens eben so viele Zwitterblumen Dichogamisten sind, so scheint die Natur es nicht haben zu wollen, dass irgend eine Blume durch ihren eigenen Staub befruchtet werden solle«. — Darwin (On the various contrivances by which Orchids are fertilised, p. 359) sagt: »Nature tells us in the most emphatic manner, that she abhors perpetual self-fertilisation« und ferner: »No hermaphrodite fertilises itself for perpetuity of generations«.

then, oft selbst der Blüthen anderer Pflanzen übertragen zu lassen. Bei den meisten Orchideen, Asclepiadeen, Viola u. a. entwickeln sich die Geschlechtsorgane jeder einzelnen Blüthe zwar gleichzeitig; aber es sind zur Zeit der Geschlechtsreife mechanische Einrichtungen vorhanden, welche es verhindern, dass der Pollen auf die Narbe derselben Blüthe kommt, er muss von Insecten auf andere Blüthen übertragen werden.

In anderen Fällen, wie bei Corydalis cava (von Hildebrand nachgewiesen) fällt der Pollen wirklich auf die Narbe derselben Blüthe, er ist aber hier ohne Wirkung, er wirkt nur dann befruchtend, wenn er auf die Narbe einer andern Blüthe, und nur dann vollkommen befruchtend, wenn er auf die Blüthen einer anderen Pflanze derselben Art übertragen wird; diese Pflanze ist also nur morphologisch hermaphrodit, physiologisch in Bezug auf die Geschlechtsfunction aber diöcisch; ähnlich verhält sich nach John Scott Oncidium microchilum, insofern der Pollen auf die Narbe derselben Blüthe übertragen nicht befruchtend wirkt, während er ein anderes Individuum zu befruchten vermag und auch das weibliche Organ durch einen fremden Pollen befruchtet wird [1]). Pollen und Narbe derselben Blüthe sind also functionsfähig, aber nur für die Organe einer fremden Blüthe. Aehnliche Verhältnisse wurden von Gärtner an Lobelia fulgens und Verbascum nigrum, an Bignonien von Fritz Müller [2]) beobachtet.

Nicht minder merkwürdig und auf die gegenseitige Befruchtung verschiedener Pflanzen derselben Art mit hermaphroditen Blüthen berechnet ist die Heterostylie; die Exemplare derselben Pflanzenart sind in diesem Falle bezüglich ihrer Geschlechtsorgane verschieden; das eine Exemplar bildet ausschliesslich Blüthen mit langem Griffel (hochstehender Narbe) und kurzen Filamenten (tiefstehenden Antheren), das andere Exemplar dagegen Blüthen mit tiefstehender Narbe und hochstehenden Antheren; man hat also in diesem Falle innerhalb derselben Pflanzenart Exemplare mit macrostylen und solche mit microstylen Blüthen; so z. B. bei Linum perenne, Primula sinensis und anderen Primulaceen; es kommt aber auch, wie bei vielen Oxalisarten [3]) und Lythrum Salicaria vor, dass dreierlei Längenverhältnisse der Geschlechtsorgane in den Blüthen dreier Exemplare derselben Art auftreten, ausser der Blüthenform mit macrostylen und der mit microstylen Blüthen findet sich noch eine mit mesostylen Blüthen. Für diese Fälle der Heterostylie haben nun Darwin und Hildebrand nachgewiesen, dass die Befruchtung nur dann möglich ist (Linum perenne) oder doch nur dann den besten Erfolg hat, wenn der Pollen der macrostylen Blüthe auf die microstyle Narbe einer anderen Pflanze und der Pollen der microstylen Blüthe auf die macrostyle Narbe einer anderen Pflanze übertragen wird; wo dreierlei Griffellängen vorhanden sind, da schlägt die Befruchtung nach derselben erweiterten Regel am besten an, wenn der Pollen auf diejenige Narbe übertragen wird, die in einer andern Blüthe auf derselben Höhe steht, wie die Anthere, aus welcher der Pollen stammt.

Während bei den zahlreichen Diclinen, Dichogamen und den später genannten Phanerogamen die Insecten den Pollen von einer Blüthe in die andere tragen,

1) Nach Fritz Müller (Bot. Zeitg. 1868, p. 114) wirken Pollenmassen und Narbe desselben Stockes bei verschiedenen Oncydiumarten geradezu giftig tödtend auf einander.

2) Fritz Müller, bot. Zeitg. 1868, p. 629.

3) Hildebrandt, bot. Zeitg. 1871, No. 25, 26.

.ommt es verhältnissmässig nur selten vor, dass die Bestäubung auch ohne In-
ectenhilfe von einer Blüthe auf andere hin stattfindet; so z. B. bei manchen Ur-
iceen wie Pilea und Moreen wie Broussonetia, wo die aus der Knospenlage plötz-
ich hervorschnellenden Antheren ihren leichten Pollen als zartes Staubwölkchen
n die Luft streuen, die es den weiblichen Organen anderer Blüthen zuweht; noch
infacher ist es bei dem Roggen; die Blüthen der Roggenähre öffnen sich einzeln,
neist morgens; die sich rasch verlängernden Filamente stossen die reifen Anthe-
en aus den Spelzen hervor; die Antheren hängen dann an den langen Filamen-
en abwärts, öffnen sich sofort und lassen den schweren Pollen hinunterfallen, er
ällt auf die Narben tiefer stehender Blüthen derselben Aehre oder benachbarter
ıehren, wobei die Schwankungen der Halme unter dem Winde mitwirken.

Bei dem schon unter den Kryptogamen, noch mehr unter den Phanerogamen
o deutlich ausgesprochenen Streben, die Befruchtung innerhalb desselben bi-
exuellen Geschlechtsapparates (Selbstbefruchtung) zu vermeiden, ist es eine sehr
uffallende Thatsache, dass unter den Angiospermen mehrere Pflanzen vorkom-
ıen, welche zweierlei hermaphrodite Blüthen bilden, nämlich grosse, die gewöhn-
.ch der Befruchtung durch den Pollen anderer Blüthen zugänglich sind, und kleine
ıehr oder minder verkümmerte, zuweilen unterirdische Blüthen, die sich niemals
ffnen, deren Pollen aus den Antheren unmittelbar seine Schläuche nach der Narbe
insendet und die Samenknospen befruchtet; es kommen hier also an demselben
Exemplar einer Pflanzenart Blüthen vor, von denen die einen der Fremdbestäu-
ung, die anderen ausschliesslich der Selbstbestäubung zugänglich [1]) sind; so z. B.
ei Oxalis acetosella, wo die kleinen am Boden verborgenen Blüthen auftreten,
venn die grossen Blüthen ihre Früchte schon reifen, ferner bei Impatiens nolitan-
ere, Lamium amplexicaule, Specularia perfoliata und vielen Violaarten (V. odo-
ata, elatior, canina, mirabilis u. a.), Ruellia clandestina, bei manchen Papilio-
aceen (Amphicarpaea, Voandzeia), Commelina bengalensis u. a. Wo in diesen
ällen die grossen, typisch ausgebildeten Blüthen fruchtbar sind, da können und
üssen wenigstens gelegentlich im Laufe der Generationen Kreuzungen mit ande-
en Blüthen derselben Art eintreten, und dann erscheinen die kleinen, verküm-
ıerten, sich selbst befruchtenden Blüthen mehr als eine nebenhergehende Ein-
ichtung, deren Zweck und Bedeutung allerdings unbekannt ist; merkwürdig und
er allgemeinen Regel anscheinend widersprechender ist es aber, dass die grossen
ypischen Blüthen zuweilen eine Neigung zur Unfruchtbarkeit haben (Violaarten),
der ganz unfruchtbar sind (Voandzeia), so dass die Fortpflanzung in solchen
ällen auf den sich selbst befruchtenden abnormen Blüthen vorwiegend oder
llein beruht. Da indessen noch manche Fragen, die hier zu lösen wären, ihrer
eantwortung entgegensehen, so können diese immerhin selteneren Vorkomm-
isse die allgemeine Regel nicht umstossen.

In anderen Fällen, wie bei den meisten Fumariaceen, Canna indica, Salvia
irta, Linum usitatissimum, Draba verna, Brassica Rapa, Oxalis micrantha und
ensitiva kommt (nach Hildebrand) vermöge der Lage der Geschlechtstheile der
ollen unmittelbar auf die Narbe derselben Blüthe und wirkt auch befruchtend;
ber in solchen Fällen ist, da die Blüthen von Insecten besucht werden, wenig-

---

1) H. v. Mohl: »Einige Beobachtungen über dimorphe Blüthen« in Bot. Zeitung 1863.
o. 42, 43.

stens eine gelegentliche Kreuzung mit anderen Blüthen nicht vermieden. Selbst unter den Orchideen, wo sonst die wunderbarsten Vorrichtungen zur Vermeidung der Selbstbestäubung vorkommen, findet sich bei Cephalanthera grandiflora nach Darwin der Fall, dass die Pollenkörner ihre Schläuche von der Anthere aus in die Narbe hineinsenden; nach Darwin's Versuchen ist aber der Ertrag an guten Samen geringer, wenn die Pflanzen allein dieser Selbstbestäubung überlassen sind, als wenn man sie mit Hülfe der Insecten der Kreuzung, der Bestäubung mit fremden Pollen aussetzt.

Ein klares Verständniss der oben kurz angedeuteten Verhältnisse der Dichogamie, Heterostylie und sonstigen Einrichtungen zur Fremdbestäubung der Blüthen ist nur durch ein sorgfältiges Studium zahlreicher, einzelner Fälle zu gewinnen: man vergleiche darüber: Chr. Conrad Sprengel: »Das neuentdeckte Geheimniss der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen« mit 25 Kupfertafeln (Berlin 1793). — Darwin: »Ueber die Einrichtungen zur Befruchtung britischer und ausländischer Orchideen durch Insecten und über die günstigen Erfolge der Wechselbefruchtung« (übers. von Bronn, Stuttgart 1862). — Fr. Hildebrand: »Die Geschlechtervertheilung bei den Pflanzen und das Gesetz der vermiedenen und unvortheilhaften stetigen Selbstbefruchtung« (Leipzig 1867). — Strassburger in Jenaische Zeitschrift Bd. VI. 1870 und Jahrbücher f. wiss. Bot. Bd. VII, wo die Bestäubung der Gymnospermen, Marchantien und Farne besprochen wird.

Mehr als bei irgend einer anderen Gelegenheit tritt es bei der Befruchtung der Blüthen hervor, wie genau die Ausbildung der Organe ganz bestimmten Lebensverhältnissen der Pflanze, der Erfüllung ganz bestimmter Zwecke angepasst (adaptirt) ist. Jede Pflanze hat ihre ganz besonderen Einrichtungen zum Zweck der Uebertragung des Pollens auf die Narbe einer anderen Blüthe; viel Allgemeines lässt sich daher nicht sagen; nur Folgendes sei bemerkt.

Zuerst ist zu beachten, dass die Insecten [1]) unwillkürlich und unbewusst die Uebertragung des Pollens bewirken, indem sie den Nectar der Blüthen aufsuchen, der ausschliesslich zu diesem Zwecke gebildet wird; Blüthen, welche von Insecten nicht besucht werden, und die Kryptogamen, die ihrer nicht bedürfen, sondern auch keinen Nectar ab. — Die Lage der meist tief unten im Grunde der Blüthen versteckten Nectarien, sowie die Grösse, Form, Stellung und oft auch die Bewegung der Blüthentheile während der Zeit der Bestäubung sind immer darauf berechnet, dass das Insect, oft ein solches von bestimmter Art, bestimmte Stellungen einnehmen, bestimmte Bewegungen bei dem Aufsuchen des Nectars machen muss, damit an seinen Haaren, seinen Füssen oder am Rüssel die Pollenmassen hängen bleiben, die es dann bei ähnlichen Stellungen in einer anderen Blüthe an den Narben abzustreifen hat. Bei den Dichogamen kommen hierbei noch die Bewegungen der Staubblätter und der Griffel oder Narbenschenkel zu Hilfe; sie finden häufig in der Art statt, dass zu einer gewissen Zeit die geöffneten Antheren dieselbe Stellung in der Blüthe einnehmen, welche die empfängnissfähigen Narben zu einer andern Zeit haben, so dass das Insect mit demselben Körpertheil, bei gleicher Bewegung in der einen Blüthe die geöffneten Antheren, in der anderen Blüthe die offenen Narben trifft. Dasselbe Princip wird auch bei den heterostylen Blüthen verwerthet, insofern bei diesen die Bestäubung dann den günstigen Erfolg hat, wenn Antheren und Narben, die in den verschiedenen Blüthen gleiche (dauernde) Stellung haben, mit Hilfe der Insecten zusammenwirken. — Ausserdem kommen aber noch die mannigfaltigten, oft geradezu erstaunlichen Einrichtungen zum Zweck der Pollenübertragung durch Insecten vor. Einige Beispiele mögen nun zu bestimmteren Vorstellungen führen.

---

1) Jos. Gottl. Kölreuter erkannte zuerst die Nothwendigkeit der Insectenhilfe und beschrieb besondere Einrichtungen zur Bestäubung in seinen vorläufigen Nachrichten das Geschlecht der Pflanzen betreffend, 1761.

1) Die Dichogamen[1]) sind entweder protandrische oder protogynische; bei jenen entwickeln sich die Staubblätter zuerst, ihre Antheren öffnen sich zu einer Zeit, wo die Narben noch unentwickelt, noch nicht empfängnissfähig sind; die Narbenflächen öffnen sich erst später, meist erst dann, wenn der Pollen aus den Antheren derselben Blüthe von Insecten fortgetragen ist, sie können alsdann nur noch vom Pollen jüngerer Blüthen bestäubt werden. So verhalten sich die Geranien und Pelargonien, Ebilobien, Malven, die Umbelliferen, Compositen, Campanulaceen, Labiaceen, Digitalis u. a. Die Beobachtung der genannten Verhältnisse, zumal auch die der vorhin erwähnten Bewegungen der Staubblätter und Narben

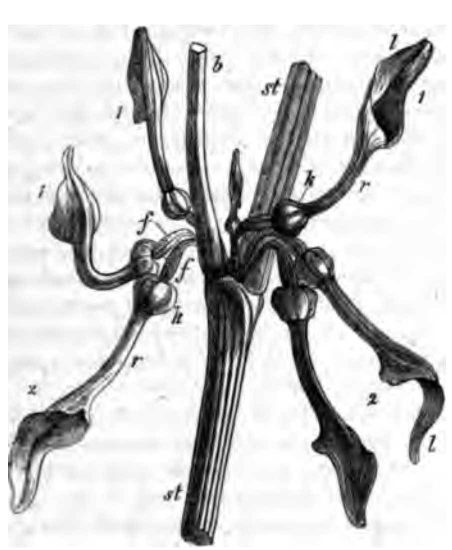


Fig. 457. Aristolochia Clematitis: ein Stammstück *st* mit Blattstiel *b*, in dessen Axel neben einander verschieden alte Blüthen stehen; *1*, *1* junge noch unbefruchtete, *2*, *2* befruchtete, abwärts gewendete Blüthen; *k* kesselförmige Erweiterung der Blumenröhre *r*; *f* der unterständige Fruchtknoten (natürliche Grösse).

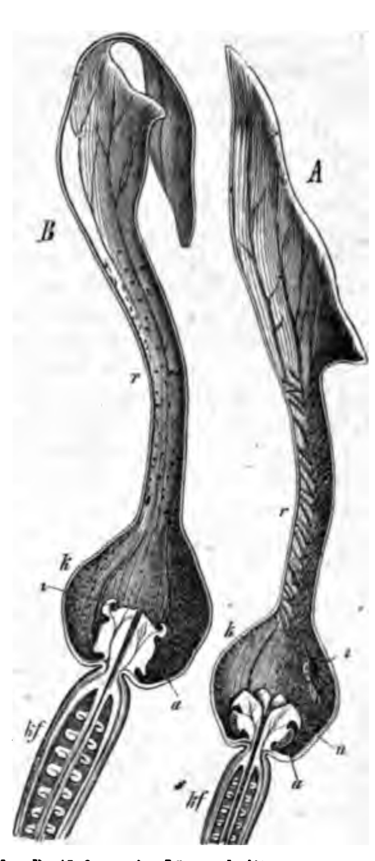


Fig. 458. Aristolochia Clematitis, Blätter *A* vor und *B* nach der Bestäubung im Längsschnitt, vergrössert (siehe den Text).

sind hier, z. B. bei Geranium, Althaea, so leicht zu machen, dass eine in's Einzelne gehende Beschreibung kaum nöthig erscheint. — Bei den protogynischen Dichogamen wird die Narbe empfängnissfähig zu einer Zeit, wo die Antheren derselben Blüthe noch nicht reif sind; wenn diese später sich öffnen und den Pollen entlassen, ist die Narbe schon von fremden Pollen bestäubt oder selbst schon verwelkt und abgefallen (z. B. Parietaria diffusa); der Pollen dieser Blüthe kann also nur noch für jüngere Blüthen verwendet werden; so bei Scrophularia nodosa, Mandragora vernalis, Scopolia atropoides, Plantago media, Luzula

1) Federigo Delpino: ulteriori osservazioni sulla dicogamia nel regno veget. (Atti della società ital. di sc. nat. Vol. XIII. 1869 und bot. Zeitg. 1871. No. 26 ff. — Delpino in botan. Zeitg. 1869, p. 792.

pilosa, Anthoxanthum odoratum u. a. (nach Hildebrand). Unter den protogynischen Dichogamen ist Aristolochia Clematitis durch besonders auffallende und eigenthümliche Einrichtungen ausgezeichnet.

Figur 458 *A* zeigt eine jüngere Blüthe im Längsschnitt; die Narbenfläche *n* ist so eben im befruchtungsfähigen Zustand, die Antheren aber noch geschlossen; eine kleine Fliege *i*, die auf ihrem Rücken einen Haufen Pollen aus einer älteren Blüthe mitgebracht hat, ist so eben durch den engen Schlund der Blüthe eingedrungen und treibt sich in der kesselförmigen Erweiterung *k* derselben herum: nicht selten findet man 6—10 solcher Fliegen in einer Blüthe; sie sind abgesperrt und können nicht wieder fort, denn der Schlund der Blüthe *r* ist mit langen, wie in einem Charnier beweglichen Haaren besetzt, welche zwar dem Hereinschlüpfen der Fliegen kein Hinderniss bereiten, ihnen aber wie eine Reuse den Ausgang wehren. Während sich nun die Thiere im Kessel herumbewegen, kommt ihr mit Pollen beladener Rücken mit der Narbenfläche in Berührung, diese wird bestäubt, in Folge dessen krümmen sich die Narbenlappen aufwärts, wie in Figur 458 *B*, *n*. Sobald dies stattgefunden hat, öffnen sich nun auch die bisher geschlossenen Antheren, die zugleich durch die Veränderung der Narben freigelegt und durch die Collabescenz der Haare an dem Grunde des nun auch erweiterten Blumenkessels frei zugänglich werden; die Fliegen, welche ihren mitgebrachten Pollen auf der Narbenfläche abgesetzt haben, können nun also zu den geöffneten Antheren hinunterkriechen, wo sich ihnen der Pollen derselben anhängt; um diese Zeit ist aber auch die Schlundröhre *r* der Blüthe nach aussen gangbar geworden; in Folge der Bestäubung der Narbe sind die Reusenhaare in derselben abgestorben und vertrocknet; das mit dem Pollen dieser Blüthe beladene Insect kann nun endlich hinaus, es dringt, trotz der gemachten Erfahrung, wieder in eine jüngere Blüthe ein, um dort den mitgebrachten Pollen an die noch empfängnissfähige Narbe abzugeben. Während der geschilderten Veränderungen im Innern der Blüthe ändert sich aber auch ihre Stellung; so lange in der jüngeren Blüthe die Narbe noch empfängnissfähig ist, ist der Blüthenstiel aufgerichtet, das Perigon auswärts geöffnet (Fig. 457, 1 1), die ankommenden Fliegen finden ein gastlich geöffnetes Thor; sobald sie aber die Bestäubung der Narbe bewirkt haben, krümmt sich der Blüthenstiel an der Basis des Fruchtknotens scharf abwärts, und wenn die wieder mit Pollen beladenen Fliegen aus der Blüthe entflohen sind, so schlägt sich der fahnenförmige Lappen der Corolle über die Mündung des Schlundes (Fig. 458 *B*), den Fliegen, die nun hier Nichts mehr zu thun haben, den Eingang wehrend.

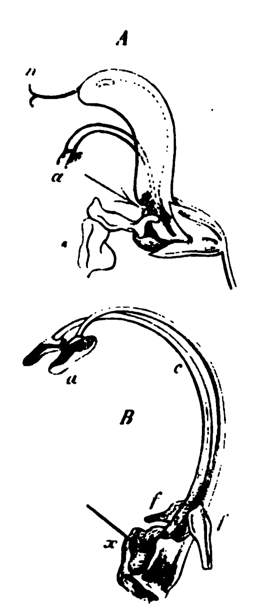


Fig. 459.

2) **Blüthen mit gleichzeitig geöffneten Narben und Antheren, bei denen die Selbstbestäubung aber durch die Stellung der Organe und durch mechanische Hindernisse unmöglich gemacht oder erschwert ist.** Die Uebertragung des Pollens auf die Narbe ist auch hier gewöhnlich den Insecten anvertraut, meist in der Art, dass eine Narbe nur durch Pollen einer anderen Blüthe bestäubt werden kann, zuweilen (wie bei den Asclepiadeen) ist indessen die Bestäubung durch den Pollen derselben Blüthe neben der Fremdbestäubung nicht ganz ausgeschlossen. Die Einrichtungen sind hier ausserordentlich mannigfaltig und zuweilen so verwickelt, dass ihre Bedeutung nur durch eingehende Untersuchungen erkannt wird. Es gehören in diese Abtheilung z. B. die Irisarten, Crocus, Pedicularis, viele Labiaten, ferner Melastomaceen, Passifloren, Papilionaceen; zu den interessantesten gehören die Asclepiadeen, bei denen sich diese Verhältnisse aber nur durch zahlreiche Abbildungen und weitläufige Beschreibungen erklären lassen, weshalb ich auf Robert Brown (observations on the organs and mode of fecundation in Orchideae and Asclepiadeae in Trans-

actions of the Linnean society, London 1833) und auf Hildebrand in Botanische Zeitung 1867, Nr. 34 verweise. — Ungemein zierlich und leicht verständlich ist die mechanische Vorrichtung zur Vermeidung der Selbstbefruchtung und zur Sicherung der Kreuzung zwischen verschiedenen Blüthen derselben Art bei unserer Salvia pratensis und manchen anderen Species dieser Gattung[1]) Fig. 459 *A* zeigt eine Blüthe der genannten Art von der Seite gesehen, bei *n* die empfängnissfähige zweilippige Narbe und im Innern der Oberlippe der Corolle durch eine punktirte Linie angedeutet, die Lage eines der beiden Staubfäden. Sticht man mit einer Nadel in der Richtung des Pfeils in den Blüthenschlund, so springen beide Staubfäden hervor, wie bei *a*; thut dasselbe eine Hummel mit ihrem Rüssel, um dort Honigsaft zu saugen, so treffen die geöffneten Antheren auf ihren Rücken und streifen dort ihren Pollen an einer bestimmten Stelle ab; kommt das Insect in derselben Stellung nun an eine andere Blüthe, so streift es mit dem pollentragenden Rücken an der Narbe desselben hin und bestäubt diese. Die Ursache des Hervorschwellens der Staubbeutel wird durch Fig. 459 *B* hinreichend klar; sie zeigt die kurzen eigentlichen Filamente *ff*, welche mit ihren Basen den Seiten des Blumenschlundes angewachsen sind, während sie andererseits die langen Connective *cx* tragen, welche sich an ihrer Anheftung hin und her schaukeln lassen; nur der obere lange dünne Arm jedes Connectivs *c* trägt eine Antherenhälfte *a*, der untere kurze Arm bei *x* ist ohne Anthere und mit dem des anderen Staubfadens so verbunden, dass beide zusammen eine Art Lehnstuhl bilden; trifft nun der Honig suchende Rüssel in Richtung des Pfeils in diesen Apparat, so wird der Schenkel hinter gedrückt, und die oberen Arme der Connective *c* bewegen sich nach vorn. — Auf ganz anderen mechanischen Einrichtungen beruht die Unmöglichkeit der Selbstbestäubung bei Viola tricolor. Fig. 460 *A* und *B* zeigt hier die Lage und Anordnung der Blüthentheile. Durch die Antheren und den Fruchtknoten, den sie umgeben, wird der von den Blumenblättern umschlossene Blüthengrund vollkommen ausgefüllt, mit Ausschluss des sackförmigen Anhangs (Sporns) des unteren Blumenblattes, in welchem sich der von den Anhängseln der beiden unteren Staubblätter ausgeschiedene Nectar sammelt. Der Eingang zu diesem also hinter den Geschlechtstheilen liegenden Nectarium ist nur durch eine tiefe, mit Haaren besetzte Rinne des unteren Blumenblattes möglich; die seitlichen und oberen Blumenblätter neigen sich vor dem von den Antheren umgebenen Fruchtknoten über der Rinne so zusammen, dass der Eingang von dem Narbenkopf *n* (in *B*) ganz ausgefüllt wird; derselbe sitzt auf einem biegsamen Griffel (*gr* in *C*), ist hohl und öffnet sich durch ein Loch, welches der haarigen Rinne des unteren Blumenblattes zugekehrt ist; der hintere untere

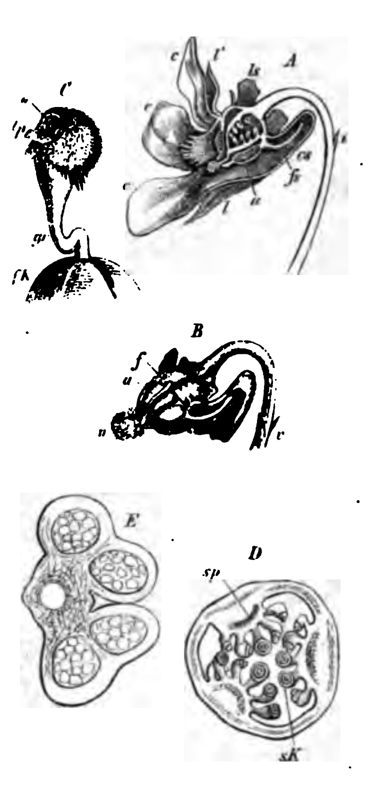


Fig. 460. Viola tricolor: *A* Längsschnitt der Blüthe in natürl. Gr.; *B* der schon befruchtete und geschwollene Fruchtknoten sammt den Antheren freigelegt; die Filamente sind abgerissen und die Antheren durch den wachsenden Fruchtknoten vorgezogen. *C* der Narbenkopf mit seiner Oeffnung *o* und Lippe *lp*, auf dem Griffel *gr* (vergrössert). — Es bedeutet *l* Kelchblatt, *ls* Anhängsel am Grunde der Kelchblätter, *c* die Blumenblätter, *cs* hohler Sporn des unteren Blumenblattes, als Nectarbehälter; *fs* die Anhängsel der beiden unteren Staubblätter, in den Sporn hinterragend, sie sondern nach Hildebrand den Nectar ab; *a* die Antheren, *n* der Narbenkopf; *v* Vorblätter des Blüthenstiels. — *D* Querdurchschnitt des Fruchtknotens mit den drei Placenten *sp* und den Samenknospen *sk*; *E* Querschnitt einer unreifen Anthere.

1) Ausführliches bei Hildebrand: Jahrb. f. wiss. Bot. IV. 1865, p. 1.

Rand dieser Oeffnung ist mit einem lippenförmigen Anhängsel versehen. Die Antheren öffnen sich von selbst, und der Pollen sammelt sich unter und hinter dem Narbenkopf als gelber Staub zwischen den Haaren der genannten Rinne. Ein Insect, welches bereits von einer anderen Blüthe Pollen an seinem Saugrüssel mitbringt, schiebt letzteren, um zum Nectar zu gelangen, unter dem Narbenkopf durch die Rinne in das Nectarium hinter; dabei wird der am Rüssel hängende fremde Pollen an der Lippe des Narbenkopfes abgestreift, er bleibt zugleich an dem klebrigen Narbensaft, der die Höhlung des Narbenkopfes erfüllt, hängen und treibt später seine Schläuche durch den Griffelcanal hinab. Während nun das Insect den Nectar im Sporn hinten aussaugt, bleibt der in der Rinne hinter dem Narbenkopf liegende Pollen dieser Blüthe an dem Rüssel hängen; wird dieser dann hervorgezogen, so kommt dieser anhängende Pollen mit dem Narbensaft nicht in Berührung, indem die Lippe durch die Bewegung des Rüssels vorgezogen wird und die Oeffnung des Narbenkopfes von hinten und unten deckt. Der aus dieser Blüthe mitgenommene Pollen wird nun in der bereits angegebenen Weise in einer anderen Blüthe beim Einschieben des Rüssels in die Oeffnung des Narbenkopfes abgestreift. Würde das Insect seinen Rüssel wiederholt in das Nectarium derselben Blüthe einschieben, so müsste auch der Pollen derselben in ihre eigene Narbeöffnung kommen; aber die Insecten, wie Hildebrand bemerkt, thun diess (wie auch sonst) gewöhnlich nicht, sondern fahren nur einmal hinein, saugen den Nectar auf und besuchen dann eine andere Blüthe. Mit einer spitzen, dünnen Nadel, die man unter dem Narbenkopf in die Rinne hinterschiebt und wieder vorzieht, kann man die Manipulation der Insecten nachahmen und die Narbenhöhle mit Pollen (der Blüthe eigenem oder fremdem) anfüllen. — Die ebenso mannigfaltigen als complicirten und sinnreichen Einrichtungen zur Fremdbestäubung bei den meisten Orchideen sind von Darwin in dem oben genannten Buche ausführlich beschrieben[1]; einer der einfacheren und in seinen Hauptzügen gewöhnlicheren Fälle mag hier an Epipactis latifolia kurz erläutert werden. Zur Zeit der Geschlechtsreife steht die Blüthe vermöge einer Drehung des Blüthenstiels so, dass das eigentlich hintere der sechs Perigonblätter nach vorn und unten hängt; es ist an seinem Basalstück kesselförmig vertieft und so zu einem Behälter für den selbst erzeugten Nectar umgebildet, Fig. 461 (*B*, *D* bei *l*). Der Geschlechtsapparat, getragen von dem Gynostemium *S* (in *C*), ragt schief über dieses Nectarium hin; die Narbe bildet eine mehrlappige, in der Mitte vertiefte und klebrige Scheibe, deren Fläche schief über den Nectariumskessel des Labellums hingeneigt ist. Rechts und links, oben, neben und hinter der Narbe stehen die beiden verkümmerten, drusigen Staubblätter *xx*; über der Narbe, sie wie ein Dach überragend, liegt die einzige fruchtbare Anthere von bedeutender Grösse, die selbst wieder von ihrem polsterartigen Connectiv (*cn*) überdacht ist. Die Seitenwände der beiden Antherenhälften springen rechts



Fig. 461. Epipactis latifolia: *A* Längsschnitt einer Blüthenknospe, *B* ganz offene, frische Blüthe nach Wegnahme der Perigontheile mit Ausnahme des Labellums *l*; *C* der Geschlechtsapparat nach Wegnahme aller Perigontheile von unten nach vorn gesehen; *D* wie *B*; eine Bleistiftsspitze nach Art eines Insectenrüssels eingeführt; *E* und *F* mit daran hängen gebliebenen Pollinarien. — *fK* Fruchtknoten, *l* Labellum, dessen kesselförmige Vertiefung als Nectarium fungirt, *n* die breite Narbe; *cn* das Connectiv der einen fertilen Anthere; *p* Pollinarien, *h* der Halter, Haftscheibe; *xx* die beiden abortirten seitlichen, drüsig ausgebildeten Staubblätter; *i* Insertion des abgeschnittenen Labellums; *s* die Griffelsäule (in *C*).

[1] Man vergl. auch Wolff: Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Orchideenblüthe. Jahrbuch f. wiss. Bot. IV, 1865.

und links der Länge nach auf, so dass die Pollenmassen theilweise frei gelegt werden; die Pollenkörner hängen mittels eines klebrigen Stoffes unter einander zusammen. Mitten vor der Anthere und über der Narbenfläche findet sich das sogenannte Rostellum *h*, ein eigenthümlich metamorphosirter Theil des Narbenkörpers (vergl. *A*); das Gewebe des Rostellums ist in eine klebrige Substanz verwandelt, die nur von einem dünnen Oberhäutchen überzogen ist. — Die Blüthe von Epipactis, sich selbst überlassen, wird nicht befruchtet, die Pollenmassen fallen nicht von selbst aus der Anthere und würden in diesem Falle auch gar nicht an die Narbenfläche kommen; sie müssen von Insecten weggeholt und auf die Narbe anderer Blüthen übertragen werden. Wie diess stattfindet, kann man mit Hülfe einer Bleistiftspitze sich klar machen; führt man eine solche nach dem Grunde des Labellums unter der Narbenfläche hin zielend in die Blüthe ein, drückt man sie dann ein wenig an das Rostellum an und zieht sie in dieser Lage wieder langsam zurück (*D*), so bleibt die klebrige Masse des Rostellums, die Haftscheibe, an dem Bleistift kleben, während ihr die Pollenmassen anhaften; diese werden nun bei dem Zurückziehen des Bleistifts aus den beiden Antherenhälften vollkommen herausgezogen, wie *E* und *F* zeigt. Schiebt man nun die Bleistiftspitze sammt den Pollinien wieder in eine andere Blüthe nach dem Grunde des Labellums zielend hinein, so kommen die Pollinien mit dem klebrigen Theile der Narbenfläche nothwendig in Berührung und haften dort fest; zieht man wieder zurück, so bleiben sie, ganz oder theilweise, vom Stift abreissend dort sitzen. Vermöge der Form und Stellung der Blüthentheile wird also ein Insect, welches sich auf dem vorderen Theile des Labellums niederlässt, in den Grund des Nectariums hinabkriechen können, ohne das Rostellum zu streifen; nach Aufsaugung des Nectars herauskriechend, stösst es an dieses an und nimmt die Pollinien mit; kriecht es in eine zweite Blüthe, so kommen diese an die klebrige Narbenfläche und bleiben dort sitzen. — Bei anderen Orchideen sind die Verhältnisse weit verwickelter.

§ 32. Hybridation [Bastardbefruchtung[1])]. In den beiden vorigen Paragraphen wurde nur von der Vereinigung der Sexualzellen derselben Pflanze oder zweier systematisch gleichnamiger Pflanzen gesprochen. Die Erfahrung zeigt aber, dass auch systematisch verschiedene Pflanzen sich mit Erfolg sexuell verbinden können; eine solche Verbindung nennt man Hybridation oder Bastardirung, das Product derselben den Bastard; je nachdem sich verschiedene Varietäten einer Species, verschiedene Species einer Gattung, zwei Species verschiedener Gattungen sexuell verbunden haben, kann das daraus hervorgehende hybride Product als Varietätenbastard, Speciesbastard und Gattungsbastard bezeichnet werden.

Von Kryptogamen sind nur wenige Bastarde mit Sicherheit bekannt; Thuret (Ann. des sc. nat. 1855) erhielt hybride Keimpflanzen, als er die Eier von Fucus vesiculosus mit den Spermatozoiden von Fucus serratus vermischte. In einigen anderen Kryptogamenabtheilungen hat man Formen gefunden, aus deren Eigenschaften man auf ihren hybriden Ursprung schliesst; so führt A. Braun (Verjüngung, p. 329) Bastarde an von den Laubmoosen: Physcomitrium pyriforme mit Funaria hygrometrica und Physcomitrium fasciculare mit Funaria hygrometrica, ferner Farnkrautbastarde von Gymnogramme chrysophylla und Gymnogramme

1) J. G. Kölreuter: Vorläufige Nachricht von einigen das Geschlecht der Pflanzen betr. Vers. und Beob. Leipzig 1761, Fortsetzungen dazu 1763, 1764, 1766. — William Herbert: Amaryllidaceae preceded by etc. and followd by a treatise of crossbred vegetables (London 1837. 8). — Gärtner: Versuche und Beobachtungen über die Bastarderzeugung im Pflanzenreiche (Stuttgart 1869). — Wichura: Die Bastardbefruchtung im Pflanzenreich, erläutert an den Bastarden der Weiden (mit zwei Tafeln in Naturselbstdruck; Breslau 1865).

calomelaena, Gymnogramme chrysophylla mit Gymnogramme distans, von Aspidium filix mas mit Aspidium spinulosum.

Für wissenschaftliche Betrachtungen über die Hybridation, die zugleich das Wesen der Sexualität überhaupt deutlicher erkennen lässt, sind indessen vorzugsweise die durch künstliche Uebertragung des Pollens gewonnenen Bastarde der Phanerogamen werthvoll. Nägeli [1]) hat die Resultate von vielen Tausenden von Bastardirungen zusammengestellt, welche von Kölreuter schon im vorigen Jahrhundert später von Knight, Gärtner, Herbert, Wichura und anderen Beobachtern ausgeführt worden sind; dieser kritisch gesichteten Zusammenstellung Nägeli's entnehme ich vorzugsweise die hier folgenden Angaben.

1) Nur solche Pflanzenformen, die systematisch nahe verwandt sind, können mit einander Bastarde bilden; am leichtesten und vollständigsten schlägt die Bastardbefruchtung gewöhnlich an zwischen verschiedenen Varietäten derselben Species; schwieriger, wenn auch in sehr vielen Fällen möglich, ist die Erzeugung von Bastarden zwischen zwei verschiedenen Species derselben Gattung: nur wenige Fälle sind von Bastarden solcher Species bekannt, welche in verschiedene Gattungen gestellt worden, und es ist wahrscheinlich, dass solche Species, deren eine die andere mit Erfolg befruchtet, in dieselbe Gattung zusammenzustellen sind. — Die Fähigkeit der Species Bastarde zu bilden, ist übrigens bei verschiedenen Ordnungen, Familien und Gattungen der Angiospermen in sehr verschiedenem Grade vorhanden; der Bastardirung günstig sind im Allgemeinen die Liliaceen, Irideen, Nyctagineen, Lobeliaceen, Solanaceen, Scrophularineen, Gesneriaceen, Primulaceen, Ericaceen, Ranunculaceen, Passifloreen, Cacteen, Caryophylleen, Malvaceen, Geraniaceen, Oenothereen, Rosaceen, Salices. Die hybride Befruchtung der Arten gelang gar nicht oder nur ausnahmsweise bei den Gramineen, Urticaceen, Labiaten, Convolvulaceen, Polemoniaceen, Ribesiaceen, Papaveraceen, Cruciferen, Hypericineen, Papilionaceen. — Auch die Gattungen derselben Ordnung oder Familie verhalten sich verschieden. Unter den Caryophylleen lassen sich die Arten von Dianthus leicht, diejenigen von Silene schwer bastardiren; unter den Solanaceen sind die Arten von Nicotiana und von Datura zu hybrider Befruchtung geneigt, nicht aber diejenigen von Solanum, Physalis, Nycandra; unter den Scrophularineen die Arten von Verbascum, Digitalis, nicht aber Pentastemon, Linaria, Antirrhinum, unter den Rosaceen die Arten von Geum, nicht aber Potentilla.

Hybridation zwischen verschiedenen Gattungen wurde beobachtet zwischen Lychnis und Silene, Rhododendron und Azalea, Rhododendron und Rhodora, Azalea und Rhodora, Rhododendron und Kalmia, Rhododendron und Menziesia, Aegilops und Triticum; Ecl inocactus, Cereus und Phyllocactus; wozu noch einige wildwachsende, wahrscheinlich als Gattungsbastarde zu deutende Formen kommen.

2) Ausser der nahen systematischen Verwandschaft entscheidet über die Möglichkeit der Bildung von Bastarden noch ein bestimmtes Verhältniss der betreffenden Pflanzen zu einander, welches sich nur durch den Erfolg der Bastardbefruchtung ausspricht und mit Nägeli als sexuelle Affinität bezeichnet werden kann. Die sexuelle Affinität geht mit der äusseren Aehnlichkeit der Pflan-

1) Nägeli: Sitzungsber. der k. bayer. Akad. der Wiss. in München 1865, 15. Decbr. u 1866, 13. Jan.

zen nicht immer parallel; so ist es z. B. noch nicht gelungen, Bastarde von Apfel- und Birnbaum, von Anagallis arvensis und caerulea, von Primula officinalis und elatior, von Nigella damascena und sativa und anderer systematisch sehr ähnlichen Species derselben Gattung zu erzielen, während in anderen Fällen sehr unähnliche Formen sich vereinigen, so z. B. Aegilops ovata mit Triticum vulgare, Lychnis diurna mit Lychnis flos cuculi, Cereus speciosissimus und Phyllocactus Phyllanthus, Pfirsich und Mandel. In noch auffallenderer Weise wird die Verschiedenheit der sexuellen Affinität und systematischen Verwandschaft dadurch bewiesen, dass zuweilen die Varietäten derselben Species unter sich ganz oder theilweise unfruchtbar sind, z B. Silene inflata var. alpina mit var. angustifolia; var. latifolia mit var. litoralis u. a.

3) Wenn eine sexuelle Vereinigung zweier Species *A* und *B* möglich ist, so kann gewöhnlich *A* mit dem Pollen von *B* und ebenso *B* mit dem Pollen von *A* Bastarde liefern (reciproke Hybridation); es giebt aber auch Fälle, wo die Species *A* nur als Vater, die Species *B* nur als Mutter möglich ist, indem die Bestäubung von *A* mit dem Pollen von *B* erfolglos bleibt. So fand Thuret, dass, wie schon erwähnt, Fucus vesiculosus mit den Spermatozoiden von Fucus serratus Bastarde liefert, während die Vermischung der Eier von Fucus serratus mit den Spermatozoiden von Fucus vesiculosus erfolglos bleibt; nach Gärtner ist Nicotiana paniculata mit den Pollen von Nicotiana Langsdorfii zur Bildung hybrider Samen sehr geneigt, während Nicotiana Langsdorfii mit dem Pollen von Nicotiana paniculata keine Samen bildet. Kölreuter konnte von Mirabilis Jalappa mit dem Pollen von Mirabilis longiflora leicht Samen gewinnen, aber mehr als 200 Bestäubungen von Mirabilis longiflora durch Mirabilis Jalappa während acht Jahren blieben erfolglos.

4) Die sexuelle Affinität bietet die verschiedensten Abstufungen dar; das eine Extrem liegt in der völligen Erfolglosigkeit der Bestäubung mit Pollen einer anderen Varietät oder Species, derart, dass nicht einmal die Pollenschläuche in die Narbe eindringen und die bestäubte Blüthe sich wie eine nicht bestäubte verhält; das andere Extrem zeigt sich in der Bildung von zahlreichen Bastarden, welche sich nicht nur kräftig entwickeln, sondern auch geschlechtlich fortpflanzen. Zwischen beiden Extremen kommen die mannigfaltigsten Abstufungen und Uebergänge vor. Die geringsten Grade der Einwirkung andersartigen Pollens liegen darin, dass nur an den Blüthentheilen der Mutterpflanze selbst verschiedene Veränderungen stattfinden, indem der Fruchtknoten, oder dieser und die Samenknospen wachsen, ohne dass ein Embryo gebildet wird; ein höherer Grad der Wirkung macht sich in der Bildung reifer, normaler Früchte mit embryohaltigen Samen bemerklich, die Embryonen sind aber nicht keimungsfähig; eine Steigerung tritt dann ferner bezüglich der Anzahl reifer entwickelungsfähiger Embryonen in dem bestäubten Fruchtknoten ein (vergl. Hildebrand: Bastardirungsversuche an Orchideen in Bot. Zeitung 1865, Nr. 31).

5) Wenn gleichzeitig verschiedene Arten von Blüthenstaub auf dieselbe Narbe übertragen werden, so wirkt nur eine Pollenart befruchtend, es ist diejenige, der man die grösste sexuelle Affinität zuschreiben darf. Da nun im Allgemeinen der Pollen auf die Befruchtung einer anderen Blüthe derselben Species am günstigsten einwirkt, da mit anderen Worten die sexuelle Affinität zwischen den Blüthen oder Individuen derselben Species ein Maximum erreicht (vergl. § 13), so wirkt bei gleichzeitiger Bestäubung der Narbe mit Pollen derselben und dem einer

anderen Species nur ersterer befruchtend; da andererseits die Bastardirung zwischen Varietäten zuweilen günstiger wirkt, als die Befruchtung einer Varietät mit sich selbst, so kann in diesem Falle der andersartige Pollen den eigenartigen von der Befruchtung ausschliessen. — Kommen verschiedene Arten von Pollen ungleichzeitig auf eine Narbe, und ist der später hinzutretende von grösserer sexueller Affinität, so kann er nur dann noch befruchtend wirken, wenn der zuerst eingedrungene noch nicht befruchtend oder störend eingewirkt hat; Bastardbefruchtung kann bei Nicotiana schon nach zwei Stunden, bei Malva und Hibiscus schon nach drei Stunden, bei Dianthus nach fünf bis sechs Stunden nicht mehr durch den eigenen Pollen verhindert werden.

6) Der Bastard steht seinen systematischen Merkmalen nach zwischen den verschiedenen elterlichen Formen; meist hält es ziemlich die Mitte, seltener ist er einer der beiden Stammformen ähnlicher als der anderen, was bei den Varietätbastarden auffallender vortritt, als bei den Artbastarden; daraus folgt, dass bei reciproken Bastarden der Arten *A* und *B*, der Bastard *AB* dem Bastard *BA* im Allgemeinen äusserlich gleich ist, doch können beide innerlich gewisse Verschiedenheiten zeigen; so ist nach Gärtner der Bastard Nicotiana paniculato-rustica fruchtbarer als der recipoke Bastard Nicotiana rustico-paniculata [1]; eine innere Verschiedenheit reciproker Bastarde spricht sich auch darin aus, dass der eine variabler ist als der andere; so ist nach Gärtner die Nachkommenschaft von Digitalis purpureo-lutea variabler als diejenige von D. luteo-purpurea, diejenige von Dianthus pulchello-arenarius variabler als die von D. arenario-pulchellus.

Wenn zwei Arten *A* und *B* Bastarde bilden und die eine Art *A* übt auf die Form und Eigenschaften des Bastards einen grösseren Einfluss als die andere Art *B*, so muss der Bastard bei seiner und seiner Nachkommen Befruchtung durch *A* rascher in die Stammform *A* übergeführt werden, als er durch die Befruchtung mit *B* in die Stammform *B* übergeht; so wurde nach Gärtner der Bastard von Dianthus chinensis und Dianthus caryophyllus bei wiederholter Befruchtung durch letzteren nach 3—4 Generationen in D. caryophyllus übergeführt, während die Befruchtung mit Dianthus chinensis erst nach fünf bis sechs Generationen Nachkommen von der Form des Dianthus chinensis lieferte.

7) Die Merkmale der Stammformen werden in der Regel so auf den Bastard übertragen, dass in jedem Merkmal sich der Einfluss beider Eltern kundgiebt, es findet eine gegenseitige Durchdringung (Fusion) der verschiedenen Merkmale statt; bei den Speciesbastarden ist diess entschiedener als bei den Varietätbastarden ausgesprochen; bei letzteren treten zuweilen gewisse unwesentliche Merkmale der Eltern getrennt neben einander auf, statt einer entsprechenden Mischfarbe der Blüthen z. B. verschiedenartige Streifen und Flecken; ein Bastard, den Sageret aus Cucumis Chate (weiblich) mit Cucumis Melo Cantalupus (der eine netzförmige Schale besass) erzog, zeigte gelbes Fruchtfleisch, netzförmige Zeichnung der Schale, ziemlich starke Rippen wie der Vater, weissen Samen und sauren Geschmack wie die Mutter, ein anderer Bastard dieser beiden Arten hatte dagegen den süssen Geschmack und das gelbliche Fruchtfleisch des Vaters, die weissen Samen und die glatte Fruchtschale der Mutter. In diese Kategorie gehört

1) Bei dieser Bezeichnungsweise steht der Name des Vaters vorn, Nic. rustico-paniculata ist also durch den Pollen von N. rustica in der Mutterpflanze N. paniculata erzeugt.

auch der Bastard von Cytisus Laburnum mit Cytisus purpureus, dessen Zweige bald der einen, bald der anderen Stammform ganz oder theilweise gleichen. Ich fand ein sehr wahrscheinlich hybrides Antirrhinum majus, dessen Blüthenstand auf der einen Seite der Spindel nur einförmig dunkelrothe, auf der anderen nur gelbe Blüthen trug; zwischen beiden Hälften der Inflorescenz stand eine Blüthe, die halb roth und halb gelb gefärbt war.

8) Neben den ererbten Eigenschaften besitzt der Bastard gewöhnlich noch neue Merkmale, durch die er sich von beiden Stammformen unterscheidet: eine neue Eigenschaft des Bastards, zumal des Varietätbastards, ist z. B. die Neigung stärker zu variiren, als es die Stammformen thun; die Speciesbastarde sind in ihrer Sexualität meist geschwächt, die von nahe verwandten Species sind dabei in ihrem Wuchs oft kräftiger als die beiden Stammformen, während die Bastarde entfernterer Arten sich kümmerlicher entwickeln. Das luxurirende Wachsthum von Bastarden nahe verwandter Arten spricht sich in der Bildung zahlreicherer und grösserer Blätter, höherer und kräftigerer Stengel, reicherer Bewurzelung, zahlreicherer Sprosse (Stolonen, Ableger) u. s. w. aus. Die Bastarde haben auch die Neigung eine längere Lebensdauer anzunehmen, aus ein- und zweijährigen Eltern entstehen mehr- und vieljährige Bastarde, diess wahrscheinlich aber infolge der meist geringen Samenbildung; ausserdem zeichnen sich die Bastarde dadurch aus, dass sie früher zu blühen anfangen, dass sie es länger und reichlicher thun als die Stammformen; zuweilen bilden sie ausserordentliche Mengen von Blüthen, welche zudem grösser, auch wohlriechender, intensiver gefärbt und von längerer Dauer sind; die Blüthen der Bastarde haben eine Neigung sich zu füllen, ihre Geschlechtsblätter zu vermehren und sie corollinisch auszubilden. — Neben diesem luxurirenden Wuchs ist die Sexualität meist geschwächt und zwar in den verschiedensten Abstufungen: »Die Staubgefässe sind bei den einen äusserlich zwar vollkommen ausgebildet, aber ganz oder theilweise unfruchtbar, indem die Pollenkörner nicht die gehörige Ausbildung erreichen; bei anderen sind die ganzen Staubgefässe verkümmert und auf kleine Rudimente reducirt. — Die Stempel (Carpelle, Gynaeceum) der Bastarde lassen sich in den meisten Fällen äusserlich von denen der elterlichen Arten nicht unterscheiden, aber ihre Ovula haben keine oder nur geringe Conceptionsfähigkeit; es werden keine Keimbläschen gebildet, oder der Embryo, der aus den Keimbläschen sich zu entwickeln beginnt, stirbt früher oder später ab. Im günstigsten Falle, wenn keimfähige Samen gebildet werden, so sind sie in geringerer Menge vorhanden, und sie bekunden in der langsamen Keimung und in der kürzeren Dauer der Keimfähigkeit eine gewisse Schwäche« (Nägeli). Die Schwächung der Sexualität ist bei manchen Varietätbastarden kaum bemerklich, bei anderen gering, sie steigert sich im Allgemeinen um so mehr, je entfernter die systematische Verwandschaft und sexuelle Affinität der Eltern ist. Wenn die Artbastarde durch Selbstbestäubung Samen zu bilden vermögen, so vermindert sich bei fortgesetzter Selbstbestäubung die Fruchtbarkeit meist von Generation zu Generation, eine Erscheinung, die vielleicht weniger auf der sexuellen Schwäche der Bastarde, als vielmehr auf dem Umstande beruht, dass man wahrscheinlich die Blüthen der Bastarde oft mit sich selbst, statt mit anderen Blüthen oder mit anderen Individuen gleicher Bastarde befruchtet hat. — Im Allgemeinen kann nach Nägeli die Regel gelten, dass die männlichen Organe der Speciesbastarde in höherem Grade geschwächt sind als die weiblichen, doch giebt es Ausnahmen.

9) »Im Allgemeinen variiren die Bastarde in der ersten Generation um so weniger, je weiter die elterlichen Formen in der Verwandtschaft von einander entfernt sind, also die Artbastarde weniger als die Varietätbastarde; jene zeichnen sich oft durch eine grosse Einförmigkeit, diese durch eine grosse Vielförmigkeit aus. Wenn die Bastarde sich selbst befruchten, so vermehrt sich die Variabilität in der zweiten und den folgenden Generationen um so mehr, je vollständiger sie in der ersten mangelte; und zwar treten um so sicherer, je weiter die Stammformen aus einander liegen, drei verschiedene Varietäten auf: eine, die dem ursprünglichen Typus entspricht, und zwei andere, die den Stammformen ähnlicher sind. Diese Varietäten haben aber, wenigstens in den nächsten Generationen, wenig Constanz, sie verwandeln sich leicht in einander; ein wirkliches Zurückschlagen zu einer der beiden Stammformen (bei reiner Inzucht), findet vorzüglich dann statt, wenn die Stammformen sehr nahe verwandt sind, also bei den Bastarden der Varietäten und der varietätähnlichen Arten. Wenn es bei anderen Speciesbastarden vorkommt, so scheint es auf diejenigen Fälle beschränkt zu sein, wo eine Art einen überwiegenden Einfluss bei der hybriden Befruchtung ausgeübt hat» (Nägeli).

10) Wird ein Bastard mit einer seiner Stammformen, oder mit einer anderen Stammform, oder mit einem Bastarde anderer Abstammung sexuell vereinigt, so entsteht ein abgeleiteter Bastard, der seinerseits wieder mit einer der Stammformen oder mit Bastarden anderer Abstammung vereinigt werden kann. Findet die Vereinigung eines Bastards mit einer seiner Stammformen statt, und wird der so erhaltene abgeleitete Bastard wieder mit derselben Stammform vereinigt und diess durch mehrere Generationen fortgesetzt, so nehmen die abgeleiteten Nachkommen immer mehr von den Eigenschaften der einen Stammform in sich auf und werden dieser endlich vollkommen gleich, der abgeleitete Bastard kehrt in die zur Ableitung benutzte Stammform zurück; je nachdem die eine oder die andere der beiden Stammformen zur Ableitung benutzt wird, sind mehr oder minder viele Generationen nöthig, damit der abgeleitete Bastard der einen Stammform gleich werde; aus diesem Verhalten hat Nägeli numerische Ausdrücke (Erbschaftsformeln) abgeleitet, welche in Zahlen angeben, wie gross der Einfluss einer Art bezüglich der Vererbung der Eigenschaften bei der Bastardirung ist. In dem Maasse, wie der abgeleitete Bastard sich der einen Stammform nähert, nimmt seine Bastardnatur mehr und mehr ab, und zumal steigert sich seine Fruchtbarkeit.

Wird ein Bastard mit einer neuen Stammform oder mit einem Bastarde anderer Art sexuell vereinigt, so entsteht ein abgeleiteter Bastard, in welchem drei, vier oder mehr Species (oder Varietäten) verschmolzen sind; Wichura hat selbst sechs verschiedene Weidenarten zu einem abgeleiteten Bastarde vereinigt. Derartige Bastarde, die man wohl besser als combinirte Bastarde bezeichnen könnte, folgen bezüglich ihrer Form und ihres sonstigen Verhaltens im Allgemeinen den Regeln, welche für die einfachen Bastarde angegeben wurden; die combinirten Bastarde werden um so steriler, je mehr verschiedene Stammformen in ihnen vereinigt sind, auch sind sie gewöhnlich sehr variabel; Wichura zeigte aus seinen und aus Gärtner's Beobachtungen, dass die Zeugungsproducte des hybriden Pollens variabler (vielgestaltiger) als die des Pollens echten sind.

Die Erfolge der Hybridation sind für die Theorie der Sexualität deshalb wichtig, weil eine Grenze, ein wesentlicher Unterschied zwischen der Befruchtuug reiner Arten oder Varietäten mit sich selbst und mit anderen Arten oder Varietäten nicht besteht, und weil im letzteren Falle, also bei der Hybridation, manche Eigenthümlichkeiten der sexuellen Differenzirung und Vereinigung deutlicher hervortreten. Die beiden Extreme bezüglich der Möglickeit einer fruchtbaren Vereinigung von Sexualzellen liegen weit aus einander, sind aber durch zahlreiche und verschiedenartige Uebergänge und Mittelbildungen verbunden; das eine Extrem fanden wir bei der Gattung Rhynchonema und bei manchen Saprolegnien, wo die sexuelle Vereinigung zwischen Schwesterzellen mit Erfolg und regelmässig stattfindet, das andere Extrem bieten die Gattungsbastarde, wo die sich vereinigenden Sexualzellen sehr verschiedenen Pflanzenformen angehören, deren Abstammung von einem gemeinsamen Urform einer weit zurückliegenden Vergangenheit angehört. Die grosse Mehrzahl der Vorkommnisse im Pflanzenreich zeigt aber, dass die sexuelle Vereinigung meist dann den besten Erfolg hat, wenn die Sexualzellen weder in einer zu nahen, noch in einer zu entfernten Verwandtschaft zu einander stehen; die Selbstbefruchtung wird in den allermeisten Fällen eben so sorgfältig vermieden, wie die Bastardirung verschiedener Arten oder Gattungen. Die Erscheinungen lassen sich in den Satz zusammenfassen, dass wahrscheinlich die ursprüngliche Form der sexuellen Differenzirung in der gleichzeitigen Bildung männlicher und weiblicher Organe dicht neben einander auf der Pflanze besteht, dass aber die sexuelle Vereinigung wirksamer und für die Erhaltung des Pflanzenlebens günstiger ist, wenn nicht die dicht beisammen entstandenen Sexualzellen sich vereinigen, sondern solche von verschiedener Abstammung, wobei aber ein gewisses mittleres Maass der Verschiedenheit der Abstammung als das günstigste sich herausstellt; dieses mittlere Maass der Verschiedenheit der Abstammung mit dem Maximum der sexuellen Leistung ist gegeben, wenn die Sexualzellen von verschiedenen Individuen (Stöcken) einer und derselben Pflanzenspecies abstammen. Die im vorigen Paragraphen betrachteten Organisationsverhältnisse, welche sich in der Polygamie, Diclinie, Dichogamie, Heterostylie, der Impotenz des Pollens auf der Narbe derselben Blüthe (Corydalis, Oncidium), in der mechanischen Unmöglickeit der Selbstbestäubung (viele Orchideen, Aristolochia Clematitis u. a.) aussprechen, sind verschiedene Mittel und Wege, die Bastardirung der Individuen von morphologisch (systematisch) gleicher Art zu begünstigen oder allein möglich zu machen.

Siebentes Kapitel.

Die Entstehung der Pflanzenformen.

§ 33. Entstehung der Varietäten. Die Eigenschaften der Pflanzen gehen auf ihre Nachkommen über, sie werden vererbt; neben den angeerbten Eigenschaften können an einzelnen oder vielen Nachkommen einer Pflanze aber auch neue Merkmale auftreten, welche an den Vorfahren noch nicht zu bemerken waren; so erhielt z. B. Descemet 1803 bei einer Aussaat der Samen von Robinia Pseudo-Acacia[1]) ein Exemplar, dem die Stacheln fehlten; Duchesne 1761 bei einer Aussaat von Fragaria vesca[2]) ein Exemplar, dessen Blätter nicht gedreit, sondern einfach sind; unter den Sämlingen von Datura Tatula fand Godron einen mit völlig glatter Kapsel, während sie bei dieser Art sonst stachlig ist[3]).

1) Vergl. Chevreul in Ann. des sc. in nat. 1846. VI, 157.
2) Ausführlich in Usteri's Annalen der Botanik. Bd. V. 40.
3) Bei Naudin in Comptes rendus, 1867, Bd. 64, p. 929.

Die neuen an einzelnen Nachkommen auftretenden Eigenschaften sind oft nur individuell, d. h. sie werden nicht auf die ferneren Nachkommen vererbt; so liefern z. B. die Samen der stachellosen Robinie wieder stachlige Pflanzen, die also nicht der Mutter- sondern der Urmutterpflanze gleichen; in anderen Fällen ist dagegen die neue Eigenschaft erblich und zwar gewöhnlich anfangs nur theilweise, indem sie nur an einzelnen oder vielen Nachkommen der neuen Form auftritt, während die anderen zur Stammform zurückschlagen, wie bei der einblätterigen Erdbeere Duchesne's.

Wenn eine neue Eigenschaft wiederholt auf neue Generationen von Nachkommen vererbt wird, so nimmt die Zahl der zur Urform zurückkehrenden Exemplare oft von Generation zu Generation ab, die Erblichkeit der neuen Eigenschaften steigert sich, sie werden nach und nach constanter, oder selbst gerade so constant wie die Eigenschaften der Stammform. Die befestigte neue Pflanzenform ist eine Varietät (Beispiele s. bei Hofmeister; allgem. Morph. p. 565).

Eine und dieselbe Stammform kann gleichzeitig oder nach und nach mehrere oder zahlreiche, zuweilen viele Hunderte von Varietäten erzeugen, was besonders bei cultivirten Pflanzen vielfach geschieht; die an Farbe, Form und Grösse der Blüthen und im Wuchs verschiedenen überaus zahlreichen Varietäten von Dahlia variabilis sind seit dem Jahre 1802 in den Gärten aus der einfachen, gelb blühenden Stammform entstanden; die mannigfaltigen, zumal durch ihre Blüthenfärbung verschiedenen Varietäten des Gartenstiefmütterchens sind seit 1687 durch die Cultur aus der kleinblüthigen, meist einfach gefärbten Viola tricolor unserer Felder hervorgegangen [1]). Noch viel mannigfaltiger sind die Varietäten von Cucurbita pepo nicht nur bezüglich ihrer Fruchtformen, sondern auch in allen übrigen Merkmalen, ähnlich ist es bei Brassica oleracea (Kohl) und vielen anderen Culturpflanzen der verschiedensten Art.

Manche Pflanzenformen sind zur Variation sehr geneigt; unter den wildwachsenden z. B. die strauchigen Rubusformen, die Rosen und Hieracien, andere zeichnen sich durch grosse Constanz ihrer sämmtlichen Merkmale aus, so z. B. der Roggen, der trotz langer Cultur noch keine erheblichen Varietäten geliefert hat, während der ihm nahe verwandte Weizen (zumal Triticum vulgare, amyleum und Spelta) zahlreiche alte Varietäten hat und deren immer noch neue liefert.

Die allermeisten erblichen Varietäten entstehen bei der geschlechtlichen Fortpflanzung; bei den Phanerogamen derart, dass die neuen Eigenschaften plötzlich an einzelnen Sämlingen auftreten, die sich dadurch von der Mutterpflanze unterscheiden. Es kommt aber auch vor, dass einzelne Knospen sich anders entwickeln als die übrigen Sprosse desselben Stockes; es sind hierbei zwei verschiedene Fälle sorgfältig zu unterscheiden, da sie eine ganz verschiedene Bedeutung haben; in dem einen Falle nämlich sind die abweichenden Sprosse eines Stockes, der selbst einer Varietät angehört, der Stammform gleich, sie schlagen also in die alte Form zurück, und man hat es demnach nicht mit Erzeugung einer neuen Form, sondern mit der Zerstörung einer solchen zu thun; im Münchener botanischen Garten steht z. B. eine Buche mit zerschlitzten Blättern (die also einer

1) Darwin: Das Variiren der Thiere und Pflanzen im Zustand der Domestication, übers. von Carus (Stuttgart 1868) I, p. 469 u. 471.

meist darauf, dass die entstehenden neuen Varietäten unter den gerade gegebenen Lebensbedingungen nicht existenzfähig sind oder doch bald wieder zu Grunde gehen, worauf ich weiter unten noch ausführlicher zurückkomme. — Die Erblichkeit neuer Eigenschaften tritt besonders dann in einem recht eigenthümlichen Lichte hervor, wenn die letzteren, wie bei der Knospenvariation, nicht einmal dem ganzen Stocke der erzeugenden Pflanze, sondern nur einem Sprosse zukommen: einen noch merkwürdigeren Fall constatirte Keneely Bridgman; er fand, dass die Sporen von dem normal geformten unteren, inneren Theil der Lamina der Blätter von Scolopendrium vulgare laceratum und Scolopendrium vulgare Cristagalli durchgängig Pflanzen der normalen Stammform lieferten, während die Sporen, welche auf dem abnorm gebildeten peripherischen Blatttheil erzeugt waren, die genannten Varietäten reproducirten (Nägeli in Ber. d. k. bayr. der Wiss. 1866, 18. Jan., p. 274).

§ 34. **Accumulation neuer Eigenschaften bei der Fortpflanzung der Varietäten.** Die Differenz einer neu entstandenen Varietät und ihrer Stammformen oder die Differenz zwischen den Varietäten einer gemeinsamen Stammform ist anfangs meist ziemlich gering, oft bezieht sie sich nur auf einzelne Merkmale. Aber die Varietät kann in ihrem Nachkommen selbst wieder variiren, und dadurch können die neuen Merkmale weiter ausgebildet und ausserdem neue Merkmale anderer Art hinzugefügt werden; auf diese Weise wird der Betrag der Differenz zwischen Stammform und Varietät und zwischen den Varietäten derselben Stammform gesteigert; nimmt mit der wachsenden Differenz der Eigenschaften auch die Erblichkeit der letzteren zu, so wird die Varietät der Stammform endlich so entfremdet, dass ihre genetische Zusammengehörigkeit nur noch historisch oder durch Uebergangsformen zu erweisen ist; so verhält es sich mit vielen unserer Culturpflanzen, z. B. der Birne, die schon im wilden Zustand gern variirt, in der Cultur aber ihren Wuchs, Blattform, Blüthen und zumal die Früchte in einem Grade verändert hat, dass wir die edelsten Birnsorten niemals für Abkömmlinge der wilden Pyrus communis halten dürften, wenn nicht Decaisne durch das Studium der Uebergangsformen diese genetische Zusammengehörigkeit erwiesen hätte (Darwin l. c. 444). Ebenso ist es kaum zweifelhaft, dass die sämmtlichen cultivirten Stachelbeeren von der in Central- und Nordeuropa wildwachsenden Ribes grossularia abstammen, und für sie führt Darwin den historischen Nachweis, wie die Grösse der Früchte seit 1786 durch die Cultur beständig zugenommen hat, bis sie 1852 das Gewicht von 5 Loth erreichten; Darwin fand, dass ein Apfel von $6\frac{1}{2}$ Zoll Umfang dasselbe Gewicht hatte. — Die verschiedenen Kohlvaritäten stammen vielleicht von einer, vielleicht auch nach A. de Candolle von zwei oder drei nahe verwandten noch jetzt in den Mittelmeergegenden lebenden Stammformen ab; im letzteren Falle hat jedenfalls Bastardirung mitgewirkt; die Varietäten sind zum grossen Theil erblich, aber noch ohne strenge Constanz; wie gross der Betrag der Variation während der Cultur geworden ist, zeigt einerseits die Existenz baumartiger Formen mit verzweigten holzigen Stämmen von 10—12, selbst 16 Fuss Höhe, neben dem Kopfkohl mit niederem Stamm und einem kugeligen oder spitzen oder breiten Kopf, der aus den über einander gelegten Blättern besteht; daneben der savoyer Kohl mit seinem blasigen, krausen Blättern, die Kohlrabi mit ihrem unten kugelig angeschwollenen Stamm, der Blumenkohl mit seinen dicht gedrängten monströsen Blüthen u. s. w. [1]) Von vielen

1) Vergl. Metzger: Landwirthschaftl. Pflanzenkunde, Frankfurt a. M. 1841, p. 1000 und Darwin l. c. 404.

Culturpflanzen kennt man die ursprünglich wildwachsenden Formen nicht; möglich, dass diese in einzelnen Fällen verschwunden sind, aber wahrscheinlicher ist es, dass die in der Cultur entstandenen Varietäten so viele neue Eigenschaften nach und nach erworben (accumulirt) haben, dass ihre Aehnlichkeit mit der wildwachsenden Stammform nicht mehr zu erkennen ist; so ist es wahrscheinlich bei den cultivirten kürbisartigen Pflanzen, den Kürbissen, Flaschenkürbissen, Melonen und Wassermelonen, deren Hunderte von Varietäten Naudin auf drei Stammformen, nämlich Cucurbita pepo, maxima und moschata zurückführt, die aber im wilden Zustand nicht bekannt sind; diese Stammformen sind aus den Aehnlichkeiten und Verschiedenheiten der zahllosen Varietäten gewissermaassen herausconstruirt und nur ideal vorhanden; es ist die Frage, ob irgend eine derselben jemals reell existirt hat, oder ob diese idealen Stammformen nicht bloss dreien Hauptvarietäten entsprechen, die aus einer velleicht noch jetzt existirenden Stammform, oder aus der Bastardirung einiger solchen entstanden sind. Viele von diesen Varietäten sind vollkommen erblich, und alle Organe zeigen die weitgehendsten Verschiedenheiten; wie gross und mannigfaltig diese sind, erhellt schon daraus, dass Naudin die Formengruppe, die er unter dem Namen C. pepo zusammenfasst, in sieben Sectionen eintheilt, von denen eine jede wieder untergeordnete Varietäten umfasst (Darwin l. c. p. 455) [1]; die Frucht der einen Varietät übertrifft die einer andern um mehr als das Zweitausendfache der Grösse; die Stammform der Frucht ist wahrscheinlich eiförmig, sie wird aber bei manchen Varietäten in einen Cylinder ausgezogen, bei anderen in eine flache Scheibe verkürzt; die Färbung der Fruchtschale ist bei den verschiedenen Varietäten fast unendlich verschieden; manche haben harte, andere weiche Schale, manche süsses, andere bitterliches Fruchtfleisch; die Samen differiren von 6—7 bis auf 25 Millimeter Länge; bei manchen sind die Ranken monströs, bei anderen fehlen sie ganz; eine Varietät bildet ihre Ranken in Zweige um, welche Blätter, Blüthen und Früchte bringen. Selbst Merkmale, welche sonst in ganzen Ordnungen des Systems constant sind, werden bei den Kürbissen höchst variabel; so führt Naudin (Comptes rendus 1867, T. 64, p. 929) eine chinesische Varität von C. maxima an, die einen gänzlich freien (oberständigen) Fruchtknoten besitzt, während er sonst bei den Cucurbitaceen und näher verwandten Familien unterständig ist [2]. — Die Varietäten der Melone theilt Naudin in 10 Sectionen ein; auch differiren nicht nur die Früchte, sondern auch die Blätter und der ganze Wuchs (Tracht, Habitus); manche Melonenfrüchte sind nur so gross wie kleine Pflaumen; andere wiegen bis 66 Pfund; eine Varietät hat eine scharlachrothe Frucht, eine andere hat nur einen Zoll Querdurchmesser, ist aber 3 Fuss lang und windet sich schlangenförmig nach allen Richtungen, auch andere Organe dieser Varietät verlängern sich stark; die Früchte einer Melonenvarietät sind von Gurken äusserlich und innerlich kaum zu unterscheiden; eine algerische Melone zerfällt bei der Reife plötzlich in Stücke (Darwin l. c. 458).

Aehnlich wie die Gattung Cucurbita verhält sich Zea; die cultivirten Mais-

---

1) Vergl. auch Metzger: Landwirthschaftl. Pflanzenkunde, Frankfurt a. M. 1841, p. 692.

2) Eine Begonia frigida producirte in Kew nach Hooker neben männlichen und weiblichen Blüthen (mit unterständigem Ovarium) auch hermaphroditische Blüthen mit oberständigem Ovarium; diese Variation wurde durch die Samen aus normalem Blüthen reproducirt (Darwin l. c. 466).

rietäten stammen wahrscheinlich nur von einer wildwachsenden Urform ab, die hon vor sehr langer Zeit in Amerika in Cultur genommen wurde; es erscheint ber fraglich, ob die in Brasilien wildwachsende (die einzige wildwachsende bennte) Art, mit langen, die Körner umhüllenden Spelzen die Stammform ist: ist e es nicht, so kennt man gegenwärtig keine Pflanze, die man als Stammform nserer zahlreichen und höchst verschiedenen Maisvarietäten betrachten könnte. uch hier hat sich durch die fortgesetzte Cultur der Betrag der Differenzen der erschiedenen Varietäten unter sich, also auch zwischen ihnen und der Urform usserordentlich gesteigert, und die einzelnen Varietäten unterscheiden sich nicht loss durch einzelne, sondern durch zahlreiche Merkmale; manche erreichen nur 1/2 Fuss Höhe, andere werden 15—18 Fuss hoch; die Früchte stehen bei den erschiedenen Varietäten in 6—20 Längsreihen am Kolben, sie sind bald weiss, ald gelb, roth, orange, violett, schwarz gestrichelt, blau oder kupferroth; ihr ewicht variirt um das Siebenfache; die Formen der Früchte sind höchst verhieden, es giebt Varietäten mit dreierlei verschieden geformten und gefärbten üchten in einem Kolben; und zahlreiche andere Verschiedenheiten finden sich[1]. ese Beispiele mögen hier genügen, um zu zeigen, wie hoch der Betrag der Abeichungen der Varietäten einer Stammform in der Cultur sich steigern kann; eiteres Material findet man in Darwin's genanntem Werk, bei Metzger und de ndolle (Géographie botanique) angehäuft.

Viel schwieriger, z. Th. unmöglich ist es, direct zu beweisen, wie hoch sich r Betrag der Variation wildwachsender Stammformen ausserhalb der Cultur eigern kann, weil hier im Allgemeinen historische Nachweisungen unthunlich er nur auf weiten Umwegen und unter Zuhilfenahme von Hypothesen zu erreien sind: da aber die Gesetze der Variation bei cultivirten und wilden Pflanzen zweifelhaft dieselben sind, wenn sie auch in beiden Fällen unter verschiedenen dingungen wirken, so können wir einstweilen wenigstens als wahrscheinlich nehmen, dass die Pflanzen im wilden Zustand ebenso stark variiren, wie im mesticirten. Wir werden aber im Folgenden verschiedene und schwerwiegende trachtungen kennen lernen, welche zu der Folgerung führen, dass die Variation i der Entstehung der verschiedenen wildwachsenden Pflanzenformen unendlich ssere Wirkungen hervorgebracht hat, als wir sie an den Culturvarietäten wahrhmen.

Die Variation der Culturpflanzen zeigt, dass es nur eine Ursache der inneren d äusseren, erblichen Aehnlichkeit verschiedener Pflanzen giebt, diese Ursache der gemeinsame Ursprung der ähnlichen Formen aus einer und derselben ammform; wenn wir nun unter den wildwachsenden Formen entsprechenden erhältnissen begegnen, wenn wir finden, dass dort, wie bei den Culturpflanzen, hlreiche verschiedene Formen durch Mittelformen, durch Uebergänge verbunn sind, ähnlich wie wir sie zwischen den Stammformen der Culturpflanzen und ren abweichendsten Varietäten vorfinden, so müssen wir auch bei den wildachsenden Pflanzen ähnliche Abstammungsverhältnisse als die einzige Ursache r Aehnlichkeit verschiedener Formen betrachten. Die ausserordentlich zahl-

1) Vergl. Darwin l. c. 400 und Metzger l. c. 207; auf die Ergebnisse der Culturversuche it Rücksicht auf Variation und Constanz der Varietäten ist nicht viel Werth zu legen, da die stardirung nicht ausgeschlossen war; manche Varietäten des Mais sollen freilich schwer stardiren.

reichen Formen der vielverbreiteten Gattung Hieracium z. B. verhalten si
vieler Beziehung wie die cultivirten Kürbisse, Kohlarten u. s. w. Neben za
chen Formen, die als Species bezeichnet werden, finden sich noch zahlre
Zwischenformen, die nur zum Theil Bastarde, meist Varietäten von vollkom
Fruchtbarkeit sind. Nägeli [1], der diese Gattung einem ausführlichen St
unterwarf, sagt: »wenn man die Typen, die durch Uebergangsformen von
kommener Fruchtbarkeit verbunden sind, in eine einzige Art vereinigen v
so bekäme man für alle einheimischen Hieracien nur drei Species, die vo
zelnen Autoren auch schon als Gattungen getrennt worden sind: Pilosella (
loselloiden), Hieracium (Archieracium) und Chlorocrepis (Hier. staticifo
Zwischen den drei Gruppen mangeln wenigstens in Europa die Uebergänge
ständig. Mit Unrecht hat man zwischen Piloselloiden und Archieracium Ba
angenommen: die angeblichen Hybriden sind reine Piloselloiden oder rein
chieracien«. — »Nach dem jetzigen Stande der Wissenschaft, sagt Nägeli,
er keine andere Möglichkeit als die Annahme, es seien die Hieracium-Arten
Transmutation entweder aus untergegangenen oder aus noch bestehenden F
entstanden, und es sei ein grosser Theil der Zwischenglieder noch vorha
welche sich bei der Spaltung einer ursprünglichen Art in mehrere neue
naturgemäss mitbildeten, oder die bei der Umwandlung einer noch lebend
in eine von ihr sich abzweigende Species durchlaufen wurden. Es hätten sic
bei den Hieracien die Arten noch nicht durch Verdrängung der Zwischenglie
vollständig getrennt, wie es bei den meisten anderen Gattungen der Fall ist« u

Unter dem Namen Art oder Species fasst man die Gesammtheit aller Pflanzen
duen zusammen, deren constante Merkmale gleich sind und sich von den constanten
malen anderer ähnlicher Pflanzenformen unterscheiden; aus dem bisher Gesagten l
nun ein, dass ein Unterschied zwischen constant gewordenen Varietäten einer bek
Stammform und den wildwachsenden Species einer Gattung nur insofern besteht, a
bei jenen die Abstammung kennt, bei diesen nicht. Die verschiedenen constant gewo
Culturvarietaten einer Stammform sind durch Mittelformen verbunden, in denen s
fortschreitende Process der Accumulation neuer Varietäteigenschaften kundgiebt.
Mittelformen konnen aber auch verschwinden, und dann liegt eine mehr oder minder
Kluft zwischen den verschiedenen Varietaten selbst und zwischen ihnen und der Stam
andererseits. Beides findet man bei den wildwachsenden Pflanzen wieder; bei ma
Gattungen, wie Hieracium, sind sehr verschiedene Species durch zahlreiche Mittelf
die mit ihnen zugleich vorkommen, verbunden; man ist nach der Analogie mit den (
pflanzen berechtigt, diese Mittelformen (insofern es nicht Bastarde sind) als die schrit
weiter fortgebildeten Varietaten zu betrachten, von denen einzelne Nachkommen
Accumulation neuer Eigenschaften am weitesten fortgeschritten sind; gewöhnlich ab
die Mittelformen, die gewissermaassen die Brucke zwischen den Stammformen und d
geleiteten Formen darstellen, verschwunden; in diesem Falle sind die Species der
Gattung von einander isolirt, die Verschiedenheit ihrer Merkmale ist unvermittelt, di
einer Gattung stimmen aber unter sich durch zahlreiche erbliche Merkmale übere
unterscheiden sich von einander nur durch einzelne constante Merkmale, der Betr
Aehnlichkeiten ist viel grosser, als der Betrag der Differenzen; es findet also zwische
schiedenen Arten einer Gattung dasselbe Verhaltniss, nur in gesteigertem Grade stat
zwischen sehr verschiedenen Varietäten derselben Stammform, und da man für diese
haltniss keine andere Erklärung kennt, als eben die gemeinsame Abstammung mit Va
und Erblichkeit der neuen Eigenschaften, so ist man berechtigt, die Arten einer G

[1] Sitzungsber. der k. bayer Akad. d. Wiss 1866, 10. März.

als die weiter ausgebildeten und constant gewordenen Varietäten einer gemeinsamen Stammform zu betrachten, die vielleicht wirklich verschwunden oder als solche nicht mehr zu erkennen ist. Eine natürliche Grenzlinie zwischen Varietät und Species besteht also nicht; beide sind nur durch den Betrag der Differenzen der Merkmale und durch den Grad der Constanz verschieden; so wie zahlreiche Varietäten in den Begriff einer Species eingeschlossen werden, insofern man bei der Feststellung der Species von den Differenzen der Varietäten absieht, so werden mehrere Species, indem man ein Maximum von gemeinsamen Eigenschaften derselben zusammenfasst, in eine Gattung vereinigt. Da man nun gerade die wichtigsten Eigenschaften der Pflanzen weder messen noch wägen kann, so ist es schwer, zum Theil selbst unmöglich, zu bestimmen, d. h. durch Uebereinkunft festzustellen, welcher Betrag von Differenzen dazu gehört, um zwei verschiedene, aber ähnliche Pflanzenformen nicht als Varietäten, sondern als Species zu charakterisiren; ebenso ist es im hohen Grade dem persönlichen Ermessen (dem sogenannten Tact) überlassen, ob man zwei ähnliche aber verschiedene Formengruppen nur als zwei Species mit Varietäten oder aber als zwei Gattungen mit ihren Species bezeichnen soll. — Für die sinnliche Anschauung existirt nur das Individuum (oft nicht einmal dieses ganz); die Begriffe Varietät, Species, Gattung werden abstrahirt und bedeuten ein Maass von Verschiedenheiten der Individuen, welches bei der Varietät gering, bei der Species grösser, bei der Gattung noch grösser ist; in allen drei Fällen ist aber neben den Verschiedenheiten ein überwiegender Betrag von Aehnlichkeiten vorhanden, und da wir bei der Variation erfahren, dass aus gleichen Formen durch stetig fortschreitende Abweichungen ähnliche, aber immer verschiedener werdende Formen hervorgehen, so nehmen wir an, dass auch die höheren Grade der Verschiedenheit ähnlicher Formen, wie wir sie durch die Begriffe Species und Gattung ausdrücken, nur auf Accumulation neuer Eigenschaften bei der Variation aus einer Stammform entstanden sind.

§ 35. **Ursachen der fortschreitenden Ausbildung der Varietäten.** Die Eigenschaften der cultivirten Varietäten einer Stammform zeigen, wie Darwin zuerst hervorhob, immer eine auffallende und merkwürdige Beziehung zu den Zwecken, um deren Willen der Mensch die betreffenden Pflanzen cultivirt; die Varietäten des Weizens unterscheiden sich nur wenig in der Form des Halmes und der Blätter, die dem Menschen im Allgemeinen ziemlich gleichgiltig sind, sie unterscheiden sich aber vielfach und in hohem Grade durch Form, Grösse, Stärke und Klebergehalt der Körner, d. h. durch Eigenschaften desjenigen Organes, um dess Willen der Weizen cultivirt wird, und durch solche Eigenschaften dieses Organs, welche unter verschiedenen Umständen besonders werthvoll für den Menschen sind; die Varietäten des Kohls dagegen lassen kaum einen Unterschied in den Samenkörnern, selbst kaum in den Schoten und Blüthen erkennen, deren äussere Eigenschaften dem Menschen gleichgiltig sind, die inneren sind nur insofern werthvoll, als der Same die Varietät fortzupflanzen hat; dagegen unterscheiden sich die Kohlvarietäten durch die Ausbildung derjenigen Organe, welche man als Gemüse geniesst, und auf welche die Cultur daher achtet; es kommt darauf an, bei ähnlichem Geschmack und ähnlicher Wirkung auf die Ernährnung des Menschen bald die Zartheit des Gewebes zu steigern, bald eine möglichst grosse Masse zu erzielen, bald die Zeit, wo das Gemüse brauchbar wird, zu ändern u. s. w.; das und manches Andere leisten die verschiedenen Varietäten in erwünschter Weise. Die Varietäten der Runkelrübe unterscheiden sich nur wenig in den Blüthen, schon mehr in den Blättern, je nachdem sie als Zier-Blattpflanzen in Gärten oder als landwirthschaftliche Producte cultivirt werden; letztere weichen unter einander ab durch Grösse der Knollen, Zuckergehalt und Form derselben, Eigenschaften, welche die Rüben bald werthvoller für die Füt-

terung, bald für die Zuckerfabrication machen; die Wurzeln, Blätter, Blüthen und Stämme der Obstvarietäten gleicher Species unterscheiden sich dagegen im Allgemeinen nur wenig, aber die Grösse, Form, Farbe, Geruch, Geschmack, Reifezeit, Dauerbarkeit der Früchte sind ausserordentlich verschieden, je nach dem speciellen Zweck, je nach der herrschenden Mode in der Verwendung der Früchte; bei den Gartenblumen sind es im Allgemeinen die Blüthen, zumal die Corollen und die Inflorescenzen, die sich bei den Varietäten einer Species unterscheiden, weil die meisten Gartenblumen nur mit Rücksicht auf Form, Grösse, Färbung, Geruch der Blüthe cultivirt werden, u. s. w.

Dieses Verhältniss der Culturvarietäten zu den Bedürfnissen der Menschen erklärt sich daraus, dass anfangs unbewusst, später bewusst von den verschiedenen Varietäten der cultivirten Pflanzen nur diejenigen zur weiteren Cultur verwendet wurden, an denen eine dem Menschen werthvolle Eigenschaft stärker hervortrat als an anderen Varietäten; man suchte diejenigen Individuen heraus, die einem bestimmten Bedürfnisse am meisten entsprechen, sie allein wurden weiter cultivirt, die betreffende Eigenschaft trat an einzelnen Nachkommen wieder besonders stark hervor, und nur diese wurden zur Fortpflanzung ausgewählt; so steigerte sich die eine dem Menschen werthvolle Eigenschaft immer mehr; andere Eigenschaften der Pflanze variirten unterdessen auch, sie wurden aber nicht beachtet und die betreffenden Exemplare nicht fortgepflanzt, eine Steigerung derselben von Generation zu Generation konnte daher nicht eintreten.

Es ist das grosse Verdienst Darwin's, gezeigt zu haben, dass auch die wildwachsenden Pflanzen beständig solchen Lebensbedingungen unterliegen, deren Effect darin besteht, dass von den Varietäten einer Stammform nur gewisse erhalten bleiben und eine Steigerung erfahren, während andere zu Grunde gehen. Das Verhältniss der variirenden wildwachsenden Pflanze zu ihrer Umgebung im weitesten Sinne des Wortes ist aber ein anderes als das der cultivirten Pflanze zum Menschen; dieser schützt seine Pfleglinge, um sie auszubeuten, er macht ihnen das Leben leicht, damit die ihm werthvollen Eigenschaften sich frei ausbilden können; die wildwachsende Pflanze dagegen muss sich selbst gegen jede Unbill nach aussen schützen, beständig wird sie durch andere Pflanzen, Thiere, elementare Ereignisse in ihrer Existenz bedroht, in diesem Kampf um's Dasein, wie es Darwin so treffend nennt, werden nur diejenigen Exemplare, die den schädlichen Einflüssen am besten widerstehen, sich erhalten, nur diejenigen Varietäten, die zufällig besser dazu geeignet sind, werden sich fortpflanzen und ihre neuen Eigenschaften weiter ausbilden. Daher zeigen die Eigenschaften der wildwachsenden Pflanzen, soweit sie nicht rein morphologischer Natur sind, immer ganz bestimmte Beziehungen zu den Umständen, unter denen sie leben, die Formen und andere Eigenschaften der Organe zielen wesentlich darauf ab, die Existenz der Pflanze unter den localen Bedingungen ihrer Heimath, ihres Standortes zu sichern; Varietäten und Arten, die nicht dazu ausgerüstet sind, den Kampf um's Dasein zu bestehen, gehen unter. Der Kampf um die Existenz wirkt daher im gewissen Sinne ähnlich wie die Auswahl des Züchters; so wie der letztere nur fortbildet, was seinen eigenen Zwecken entspricht, so bleiben im Kampf um's Dasein nur diejenigen Varietäten erhalten und fortbildungsfähig, die durch irgend eine Eigenschaft besser befähigt sind, den Kampf zu bestehen; so entstehen schliesslich durch unmerkliche Variation, durch Zerstörung der nicht

Varietät angehört), an welcher ein Ast gewöhnliche, ungetheilte, ganzrandige Blätter trägt, der also in die Stammform zurückschlägt. — Im anderen Falle dagegen treten an einzelnen Sprossen eines Stockes wirklich neue, vorher noch nicht dagewesene Eigenschaften auf; so findet man zuweilen einzelne Sprosse mit alternirend dreigliedrigen Blattquirlen bei Myrtus communis; solche aufrechte Sprosse erzeugen aber aus ihren Blattaxeln, wie ich fand, wieder die gewöhnlichen Zweige mit decussirten Blättern; Knight (Darwin l. c. p. 479) beobachtete an einer Kirsche (May Duke) einen Zweig, dessen Früchte länglich waren und immer später reiften; von der gemeinen Moosrose ist es nach Darwin (l. c. p. 485) wahrscheinlich, dass sie durch »Knospenvariation« aus einer Centifolie entstand; die gestreifte Moosrose erschien 1788 als Schössling an der gemeinen rothen Moosrose; nach Rivers ergeben die Samen der einfachen rothen Moosrose fast stets wieder Moosrosen.

Von der Variation sind die blossen Ernährungszustände der Pflanzen und solche Veränderungen zu unterscheiden, die unmittelbar durch äussere Einflüsse hervorgebracht werden. Reichlich oder kümmerlich ernährte Exemplare derselben Pflanzenform unterscheiden sich oft auffallend in der Grösse und Zahl der Blätter, Sprosse, Blüthen, Früchte; tiefer Schatten bewirkt bei Pflanzen, die sonst im Sonnenlicht wachsen, oft die auffallendsten Habitusveränderungen; aber diese Veränderungen werden nicht erblich; die Nachkommen solcher Individuen nehmen bei normaler Ernährung und Beleuchtung die früheren Eigenschaften wieder an.

Diejenigen Eigenschaften dagegen, welche im Stande sind erblich zu werden, Varietäten zu begründen, treten unabhängig von der unmittelbaren Einwirkung des Bodens, Standorts, Klimas und überhaupt äusserer Einflüsse auf; sie kommen scheinbar ohne alle Ursache zum Vorschein: man muss daher annehmen, dass entweder ganz unmerkliche äussere Anstösse den an sich ohnehin höchst complicirten Entwickelungsprocess erst unmerklich ablenken, und dass sich diese Aberration nach und nach steigert, bis sie bemerklich wird, oder aber man kann sich vorstellen, dass die Vorgänge im Innern der Pflanze selbst derart auf einander einwirken, dass eher oder später eine Veränderung auch äusserlich hervortritt.

Die Thatsache, dass wildwachsende Pflanzen, wenn sie in Cultur genommen werden, gewöhnlich erbliche Varietäten zu bilden beginnen, zeigt, dass die Veränderung der äusseren Lebensbedingungen den herkömmlichen Entwickelungsprocess gewissermaassen erschüttert; sie zeigt aber nicht, dass etwa bestimmte äussere Einflüsse bestimmte ihnen entsprechende und erbliche Varietäten produciren; denn unter denselben Culturbedingungen entstehen aus derselben Stammform gleichzeitig oder nach und nach die verschiedensten Varietäten, und so ist es auch im Freien bei den wildwachsenden Pflanzen; auf demselben Standort unter ganz gleichen Lebensbedingungen kommt oft die Stammform neben ihren verschiedenen Varietäten vor, und oft findet man eine und dieselbe Varietät an den verschiedensten Localitäten [1]. — Ebendarum, weil die Varietäten in so hohem Grade von äusseren Einflüssen unabhängig sind, werden sie erblich; eine durch Feuchtigkeit oder Schatten u. s. w. verursachte Veränderung einer Pflanze

1) Weitere Ausführungen über dieses sehr wichtige Thema bei Nägeli im Sitzungsber. d. k. bayer. Akad. der Wiss. 1865, 15. Dec.

wird eben deshalb nicht erblich, weil ihre Nachkommen unter anderen Lebensbedingungen sofort wieder andere vergängliche Eigenschaften annehmen. Dass die erblichen Eigenschaften oder solche, die es werden können, nicht von äusseren elementaren Einflüssen hervorgerufen werden, folgt am bestimmtesten daraus, dass Samen aus derselben Frucht verschiedene Varietäten oder eine Varietät neben der erblichen Stammform liefern.

Wenn nun auch die Entstehung und Form der Varietäten von den unmittelbaren äusseren Einflüssen nicht bewirkt wird, so kann doch die fernere Existenz einer Varietät von den letzteren bestimmt werden; ist eine Varietät entstanden, so frägt es sich, ob sie auf trockenem oder feuchtem Boden, auf sonnigen oder schattigen Stellen u. s. w. gedeihen wird, ob sie sich dort fortpflanzen kann, oder ob sie daselbst zu Grunde geht. Man kommt zu dem Schluss, dass die erblichen Varietäten unabhängig von directen äusseren Einflüssen entstehen, dass aber die Möglichkeit ihrer ferneren Existenz von den äusseren Einflüssen abhängt; eine auf einen bestimmten Standort allein vorkommende Varietät ist nicht von den Einwirkungen des Standorts erzeugt, sondern dieser bietet ihr nur die specifisch für sie nöthigen Lebensbedingungen, während andere hier auftauchende Varietäten zu Grunde gehen.

Es wurde schon in § 32 darauf hingewiesen, dass die Bastarde im Allgemeinen zur Bildung von Varietäten geneigt sind; indem sich im Bastard zweierlei erbliche Naturen vereinigen, wird der Anstoss zur Bildung neuer Eigenschaften gegeben, die ebenfalls mehr oder minder erblich sein können. Für die Pflanzenzüchter ist die Bastardirung daher einer der wichtigsten Hebel, die Constanz ererbter Eigenschaften zu erschüttern und aus zwei discreten erblichen Formen zahlreiche Varietäten zu erzeugen [1]. Aber auch die gewöhnliche sexuelle Vereinigung zweier Individuen einer Species, wie sie bei den Diöcisten, Dichogamen, Heterostylen und anderen Pflanzen vorkommt, kann als eine Art der Bastardirung betrachtet werden: auch hier sind die zusammenwirkenden Individuen ohne Zweifel verschieden, denn sonst würde ihre Kreuzung nicht erfolgreicher sein, als die Selbstbefruchtung; auch in diesen Fällen treffen also im Nachkommen zweierlei, wenn auch wenig verschiedene Naturen zusammen, und wenn in dem Bastard verschiedener Pflanzenformen eine starke Neigung zur Variation auftritt, so wird die Befruchtung zweier verschiedener Exemplare einer und derselben Pflanzenform wenigstens eine schwache Neigung zur Variation hervorrufen können. Es ist daher wahrscheinlich, dass in der sexuellen Vereinigung verschiedener Individuen, die in der Natur überall auch bei Hermaphroditen angestrebt wird, eine beständig wirkende Ursache zum Variiren der Pflanzen gegeben ist; es ist dies aber jedenfalls nicht die einzige Ursache des Variirens, wie schon die Thatsache der »Knospenvariation« zeigt, und wie aus der Erwägung hervorgeht, dass ja die Verschiedenheit der Individuen, die ein variables Product erzeugen, selbst schon auf schwacher Variation beruht.

Zahlreiche Thatsachen und Gründe sprechen dafür, dass fast jede Pflanze die Neigung hat, beständig und in verschiedener Weise zu variiren, während zugleich jede nicht unmittelbar durch äussere Einflüsse entstandene neue Eigenschaft erblich zu werden strebt. wenn trotzdem viele wildwachsende Pflanzen und manche cultivirte eine grosse Constanz erlangen und keine äusserlich unterscheidbaren Varietäten erzeugen, so beruht diess wohl

1) Vergl. auch Naudin in Comptes rendus des séances de l'Acad. des sc. 1864. T. 59. p. 837

geführt wird, kann diess besser erreicht werden, wenn die Blüthen sich in grösserer Höhe über dem Boden befinden; endlich wird auf diese Art die Aussaat der Samen ebenfalls durch den Wind oder durch Vögel, welche die Früchte verzehren, oder die Fortschleuderung der Samen aus aufspringenden Früchten erleichtert. Dass zumal diese die Fortpflanzung vermittelnden Verhältnisse durch den aufrechten Wuchs der Stengel begünstigt werden, scheint besonders durch die grosse Zahl von Pflanzen bestätigt, die ihre Belaubung in einer bodenständigen Rosette ausbilden oder auf dem Boden hinkriechen, um erst vor der Entfaltung der Blüthenknospen einen rasch aufstrebenden Blüthenstengel zu bilden; noch auffallender tritt diess bei den unterirdisch vegetirenden und oberirdisch blühenden Humusbewohnern und Schmarotzern (Orobanchen, Neottia u. a.) hervor. — Diese und noch andere speciellere Zwecke des aufrechten Wuchses zugegeben, ist es nun von Interesse zu sehen, auf wie verschiedene Weise dieser eine Zweck bei verschiedenen Pflanzenarten erreicht wird. Bei vielen Stauden ist der sich erhebende Stamm durch hinreichende Festigkeit und Elasticität geeignet, die Last der Blätter, Blüthen, Früchte aufrecht zu tragen; wird er zufällig umgeworfen, oder muss er sich, vorher kriechend, erst erheben, so ist sein Geotropismus vorhanden, um unter dem Einflusse der Schwerkraft ihn aufzurichten; die schwanken Halme der Gräser sind aber nicht selbst mit dieser Fähigkeit begabt, sondern das Basalstück jeder Laubblattscheide bildet einen dicken Ring, dessen Gewebe lange Zeit wachsthumsfähig bleibt; wird der Halm vom Winde geknickt, oder liegt er in der Jugend auf der Erde, so geschieht die Aufrichtung dadurch, dass sich die nach abwärts gekehrte Seite des Knotens rasch und kräftig verlängert; es entsteht eine knieförmige Krümmung, durch welche der Gipfeltheil des Halms emporgerichtet wird. — Wenn der Stamm dagegen ausdauert und ein grosses Gewicht von Zweigen, Blättern und Früchten zu tragen hat, so würden derartige Mittel nicht mehr genügen, dann verholzt das Gewebe; nimmt das Gewicht der Krone jährlich zu, so wird auch der Stamm jährlich dicker (dicotyle Bäume und Coniferen); bleibt das Gewicht der Belaubung gleich, wie bei den Palmen, so bleibt auch der Stamm gleich dick. In solchen Fällen ist eine bedeutende Masse assimilirter Substanz nöthig, um den massiven festen Stamm zu bilden; in vielen anderen Fällen wird aber die Aufrichtung mit einem sehr geringen Aufwande von organischer Substanz erreicht, nämlich bei den kletternden, windenden, schlingenden Pflanzen, die sich in den verschiedensten Familien der Angiospermen finden. Pflanzen mit windendem Stamm, wie der Hopfen, setzen im Allgemeinen die Existenz und Nachbarschaft anderer selbstständig aufrecht wachsender Pflanzen voraus, um welche sie sich winden; damit eine benachbarte Stützpflanze leichter und sicherer ergriffen werde, ist der dünne Stengel schlingender Pflanzen mit rotirender Nutation ausgestattet, durch welche der überhängende Gipfeltheil im Kreise herumgeführt und gelegentlich an den Stengel einer aufrechten Pflanze angedrückt wird, um den sie sich nun emporwindet.

Auch die meisten mit Ranken versehenen Pflanzen sind, damit sie sich emporranken können, an die Nachbarschaft aufrechter Pflanzen gebunden; sie zeichnen sich durch eine ungemeine Sparsamkeit in Verwendung organischer Substanz für den Zweck des aufrechten Wuchses aus. Zuweilen, wie bei dem Weinstock, sind die Ranken Axengebilde, mit kleinen Blättchen besetzt und aus deren Axeln verzweigt; viel häufiger aber übernehmen Blattstiele (Clematis, Tro-

paeolum), oder die verzweigte, schmaltheilige Lamina (Fumaria), am häufigsten die metamorphosirten Gipfeltheile der Laubblätter (Pisum und andere Papilionaceen, Cobaea scandens) die Function der Ranken, indem sie sich fadenförmig ausbilden; die morphologische Bedeutung der Ranken der Cucurbitaceen ist noch nicht ganz sicher gestellt, wahrscheinlich sind es aber metamorphosirte Zweige. — Die Ranken kommen nur bei Pflanzen vor, deren Stamm nicht im Stande ist, das Gewicht der Belaubung, Blüthen und Früchte aufrecht zu tragen, in der Gattung Vicia z. B. haben alle dünnstengeligen Arten Blattranken, bei der dickstämmigen aufrechtwachsenden Vicia Faba aber sind diese rudimentär. — Die Aufgabe der Ranken ist es nun, sich um dünne Zweige und Blätter anderer benachbarter Pflanzen zu winden und so den emporwachsenden Gipfel des Stammes wie mit Tauen nach verschiedenen Seiten hin zu befestigen. Die Ausbildung der Ranken, d. h. die zweckentsprechende Ausstattung mit nützlichen Eigenschaften ist nun, wie Darwin gezeigt hat, eine nicht nur sehr verschiedenartige, sondern sie zeigt auch sehr verschiedene Grade der Vollkommenheit, ähnlich wie die windenden Stämme; manche Ranken leisten nur geringen Nutzen, zuweilen sind sie mehr zur Aushilfe für einen schlecht windenden Stamm vorhanden (Bignoniaarten). Wo aber die Rankenpflanzen vollkommen adaptirt sind, da treffen verschiedene Eigenschaften in wunderbarer Weise zusammen, um diese Art der Adaptation zum Nutzen der Pflanze fast auf ein Maximum zu steigern; die Ranken stehen ausgestreckt nach verschiedenen Richtungen hin am fortwachsenden Gipfelspross; dieser macht rotirende Nutationsbewegungen, durch welche die Ranken in die verschiedensten Lagen kommen, aber diese selbst machen Nutationen, so dass sie innerhalb eines gewissen, oft nicht kleinen Umkreises unzählige Lagen annehmen, wodurch sie fast nothwendig auf eine innerhalb dieses Umkreises liegende Stütze (Zweig, Blatt u. s. w.) treffen müssen; die Stütze wird so zu sagen sorgfältigst aufgesucht; wird eine solche von einer Ranke berührt, so wird diese durch den leichten Druck zur Krümmung gereizt und windet sich fest in engsten Windungen um die Stütze; wenn mehrere Ranken diess in verschiedenen Richtungen vom Stamme aus thun, so hängt er nun schwebend zwischen den Stützpunkten; allein wenn es dabei bliebe, so wäre die Befestigung eine sehr schwankende, das Emporrichten würde nur langsam stattfinden; die ganze Einrichtung wird aber sinnreich vervollständigt; haben die Ranken mit ihren Enden sich befestigt, so verkürzen sie die Entfernung zwischen ihrem umwundenen Stützpunkt und dem Stamm, aus dem sie entspringen, sie ziehen den Stamm zur Stütze hin, indem sie sich schraubig drehen; thun diess mehrere Ranken in verschiedenen Richtungen, so wird der zwishen ihnen hängende Stamm straff gespannt, und zugleich wird die Haltbarkeit der Ranken durch diese Drehung bedeutend erhöht; viele Ranken, zur Zeit ihrer Reizbarkeit sehr zart, werden später noch fest, holzig, manche verdicken sich auch beträchtlich (sehr auffallend bei Clematis glandulosa und Solanum jasminoides). Die überraschendste Adaptation aber zeigen die Ranken des wilden Weins (Ampelopsis hederacea), der Bignonia capreolata und einiger anderen Pflanzen. Am vollständigsten ist sie bei Ampelopsis hederacea durchgeführt. Die Ranken dieser Pflanze sind, wie bei der Weinrebe, verzweigte Axengebilde und in weit höherem Grade, als bei jener Art, negativ heliotropisch; ihre Fähigkeit, um dünne Stützen zu winden, ist wenig ausgebildet; kommen sie aber, was durch den negativen Heliotropismus bewirkt wird, mit einer Mauer, oder im

bestandsfähigen, durch weitere Ausbildung der nützlichen Eigenschaften, mit einem Wort, durch das, was man metaphorisch die natürliche Auswahl durch den Kampf um's Dasein nennen kann, Pflanzenformen, die dem Zweck der Selbsterhaltung ebenso genau, ja viel genauer angepasst (adaptirt) sind als die Culturpflanzen den Zwecken der Menschen. Durch die unbewussten Wirkungen und Gegenwirkungen der Pflanzen und ihrer lebenden und leblosen Umgebung entstehen endlich Organisationsverhältnisse, die für die Selbsterhaltung einer Pflanzenart unter ganz bestimmten localen Bedingungen kaum zweckmässiger gedacht werden können, die den Eindruck machen, als ob sie das Resultat klügster, umsichtigster Berechnung wären.

Um sich darüber klar zu werden, wie der Kampf um's Dasein es bewirkt, dass die bestehenden wilden Pflanzenformen ihren specifischen Lebensbedingungen so ungemein genau angepasst sind, muss man beachten, dass jede Pflanze beständig in sehr geringem Grade variirt, dass die Variation alle Organe und alle Eigenschaften derselben trifft, wenn auch meist nur in äusserlich unmerklichem Grade, dass andererseits der Kampf um die Existenz bei den Pflanzen (ebenso wie bei den Thieren) ein immerwährender, nie ruhender ist, in welchem auch der kleinste Vortheil, den die Pflanze durch Variation in irgend einer Beziehung gewinnt, für ihre Existenz entscheidend werden kann.

Der Kampf, den die Pflanze mittels ihrer Fähigkeit zu variiren führt, bietet zwei sehr verschiedene Seiten dar; einerseits nämlich kommt es darauf an, dass die Organisation sich ganz allseitig den Bedingungen der Ernährung und des Wachsthums, welche durch das Klima und den Boden gegeben sind, anpasse; es versteht sich von selbst, dass eine submerse Wasserpflanze anders organisirt sein muss als eine Landpflanze, dass die Assimilationsorgane bei einer im tiefen Waldesschatten lebenden Pflanze anders eingerichtet sein müssen, als bei einer dem Sonnenlicht täglich ausgesetzten u. s. w. Für alle Pflanzen der Hochgebirge und Polarländer sind die Lebensbedingungen andere als für die Tieflandbewohner der Tropen und gemässigten Zonen. Wenn es sich allein um diese allgemeinen Lebensbedingungen der Pflanzen handelte, so wäre der Kampf um's Dasein ein relativ einfacher Vorgang; man kann sich vorstellen, wie unter den Varietäten einer Stammform, die im Wasser wächst, einzelne sich finden, die zuweilen ein Sinken des Wassers vertragen, wie diese Nachkommen erzeugen, welche nach und nach wie Sumpfpflanzen, endlich wie Landpflanzen sich verhalten [man vgl. Nasturcium amphibium, Polygonum amphibium u. a. [1])]; man kann sich ebenso vorstellen, dass gewisse Nachkommen einer Pflanze ein wenig resistenter gegen das Erfrieren sind, dass diese Eigenschaft sich steigert, dass also eine Pflanzenform, die nur ein mildes Klima erträgt, nach und nach Varietäten erzeugt, die auch ein härteres, endlich selbst das härteste ertragen u. s. w. Schon diese relativ einfachen Verhältnisse würden aber zu einer grossen Mannigfaltigkeit der von einer Grundform abstammenden Varietäten hinführen müssen; denn jede Anpassung an neue klimatische und Standortsverhältnisse würde sich auf verschiedene Weise bewirken lassen, d. h. Varietäten verschiedener Art würden den

---

1) Von besonderem Interesse sind in dieser Beziehung Hildebrand's Beobachtungen an Marsilia. Bot. Zeitg. 1870, No. 1 und Askenasy, Bot. Zeitg 1870, p. 193 ff. über Ranunculus aquatilis und divaricatus.

Kampf gegen die elementaren Einwirkungen in verschiedener Weise aufnehmen und durchführen.

Viel mannigfaltiger aber gestaltet sich der Kampf um das Dasein und die dadurch bewirkte Veränderung der Organisation dadurch, dass jede Pflanze, indem sie sich für die elementaren Lebensbedingungen einzurichten sucht, auch noch gleichzeitig gegen zahlreiche andere Pflanzen und gegen die Angriffe der Thiere sich zu wehren hat, oder, was noch interessanter ist, die Pflanze benutzt vermöge ihrer Variation einzelne günstige Bedingungen, welche ihr andere Pflanzen und Thiere darbieten, um davon Vortheil zu ziehen, wie die Schmarotzer von ihren Nährpflanzen, die Dichogamen und andere Blüthenpflanzen von dem Besuch der Insecten. Die Mannigfaltigkeit in diesen Verhältnissen ist eine geradezu endlose und kann nur an Beispielen klar gemacht werden. Eine Bemerkung, die ebenfalls schon von Darwin herrührt, muss hier aber besonders hervorgehoben werden; die Individuen derselben Pflanzenform treten als Concurrenten, als Mitbewerber um den Platz, die Nahrung, das Licht u. s. w. auf; gerade die Gleichartigkeit der Bedürfnisse gleichartiger Pflanzen bewirkt zwischen ihnen einen Kampf um die Existenz; in etwas geringerem, aber noch immer in hohem Grade findet diess zwischen verschiedenen Varietäten derselben Stammform, noch weniger zwischen verschiedenen Species und Gattungen statt. Der Erfolg dieser Verhältnisse zeigt sich einerseits darin, dass bei gesellig lebenden Pflanzen, wesentlich nur die kräftigsten Keimpflanzen zur vollen Entwickelung kommen, während die schwächeren unterdrückt werden, wie jeder junge Hochwald zeigt; andererseits können sehr verschiedene Arten und Gattungen dicht neben einander gedeihen, weil sie verschiedene Bedürfnisse haben, und die Concurrenz unter ihnen eine geringere ist.

Aus der Thatsache nun, dass Pflanzen von verschiedener Organisation wegen der verminderten Concurrenz unter ihnen leichter neben einander auf demselben Boden gedeihen, wurde von Darwin der so wichtige und folgereiche Schluss gezogen, dass bei der Fortbildung der Varietäten einer Stammform in wildem Zustand vorzugsweise diejenigen neuen Formen sich erhalten müssen, die von der Stammform und unter sich am meisten abweichen, während die Mittelformen nach und nach verdrängt werden; es liegt darin die Ursache, warum zwischen den verschiedenen Arten einer Gattung so häufig die Mittelformen fehlen, obgleich man zu der Annahme berechtigt ist, dass sie durch Variation aus einer Stammform und Fortbildung der Varietäten entstanden sind.

In seinen gröberen Zügen (aber gerade deshalb sehr anschaulich) macht sich der Kampf um das Dasein zwischen verschiedenen Pflanzenformen, die Concurrenz um den Raum, um Nahrung und Licht bemerklich, wenn man die Zudringlichkeit der sogenannten Unkräuter in den Gärten und auf den Feldern betrachtet. Die Culturpflanzen unserer Gärten und Felder sind im Stande unser Klima zu ertragen, der Boden gewährt ihnen, was sie zu üppigem Gedeihen brauchen; allein zahlreiche wild wachsende Pflanzen sind für unser Klima noch besser ausgerüstet, sie wachsen auf dem cultivirten Boden noch kräftiger, rascher und üppiger als die Culturpflanzen; ihre Samen oder Rhizome sind in enormer Menge überall verbreitet. Werden nun die Culturpflanzen nicht sorgfältig vor den Unkräutern geschützt, so bemächtigen sich diese sehr bald des Raumes, der für jene bestellt war. Jedes Land, jeder Boden hat seine eigenthümlichen Unkräuter, d. h. unter bestimmten äusseren Bedingungen sind es immer bestimmte Pflanzenformen, welche gerade hier am kräftigsten gedeihen und den Culturpflanzen den Rang ablaufen. Gewissermaassen ein Maass für die Grösse des

Uebergewichts der Unkräuter über die Culturpflanzen hat man an dem Betrage der Arbeit, welche der Mensch zur Vernichtung der Unkräuter anwenden muss, um seine Schützlinge zu retten und zu erhalten. Die Stammformen unserer Culturpflanzen sind meist in anderen Gegenden zu Hause; dort sind sie nicht nur für das Klima hinreichend ausgerüstet, sondern auch im Stande die Concurrenz mit ihren Nachbarn aufzunehmen.

Die Anzahl von Pflanzenarten und von Individuen jeder Art, die wir auf einer Wiese, in einem Sumpfe u. s. w. vorfinden, ist nicht das Werk des Zufalls, sie hängt nicht bloss davon ab, ob von der einen oder anderen Art mehr Samen dahin gekommen sind, ob die eine oder andere Art mehr Samen bildet u. s. w. Jede einzelne dieser Pflanzenarten würde, wenn sie allein vorhanden wäre, oder wenn sie durch Cultur geschützt würde, den betreffenden Bodenraum binnen kurzer Zeit ganz allein bedecken; dennoch stellt sich ein bestimmtes Verhältniss unter den sich selbst überlassenen vermischten Arten her, ein Verhältniss, welches auf der specifischen Fähigkeit jeder einzelnen Art beruht, im Kampf mit den anderen sich zu behaupten.

Wie verwickelt das Verhältniss auch nur zweier nahe verwandter Pflanzenformen in ihrem Kampf um die Existenz auf bestimmten Localitäten sich gestalten kann, hat Nägeli ebenso eingehend als anschaulich an verschiedenen Alpenpflanzen dargestellt. »Der Vernichtungskrieg, sagt er[1], ist selbstverständlich am heftigsten zwischen den Arten und Racen nächster Verwandschaft, weil dieselben auf die gleichen Existenzbedingungen angewiesen sind. Achillea moschata verdrängt Achillea atrata oder wird von ihr verdrängt; man findet sie selten neben einander. Dagegen wächst die eine oder die andere mit Achillea Millefolium zusammen. Offenbar machen Achillea moschata und atrata, wie sie einander auch äusserlich höchst ähnlich sind, analoge Ansprüche an die Aussenwelt; Achillea Millefolium dagegen, welche beiden ferner steht, concurrirt nicht eigentlich mit ihnen, weil sie auf andere Existenzbedingungen angewiesen ist. Noch weniger concurriren die Pflanzen anderer Gattungen und Ordnungen.« — »Im Bernina-Heuthal (im Oberengadin) kommen Achillea moschata, A. atrata und A. Millefolium in Menge vor; A. moschata und A. Millefolium auf Schiefer, A. atrata und Millefolium auf Kalk. Wo der Schiefer mit Kalk wechselt, da hört auch immer A. moschata auf und A. atrata beginnt. Es sind also hier die beiden Arten streng b o d e n s t e t; und so habe ich es an verschiedenen Orten in Bündten beobachtet, wo sie beide vorkommen. Mangelt aber eine Art, so ist die andere b o d e n v a g. Achillea atrata bewohnt dann ohne Unterschied Kalk und Schiefer; und ebenso findet man A. moschata, obgleich dieselbe, wie es scheint, nicht so leicht auf den Kalk wie jene auf den Schiefer geht, doch neben dem Urgebirge auch auf ausgesprochener Kalkformation mit der dieser eigenthümlichen Vegetation. Im Bernina-Heuthal traf ich mitten auf dem Schiefer, der mit A. mochata bevölkert war, einen grossen herabgestürzten Kalkblock, kaum mit zolldicker Bodenkrume bedeckt; auf demselben hatte sich eine Colonie von M. mochata angesiedelt, weil hier die Concurrenz der A. atrata ausgeschlossen war.« — »Ein ähnliches Ausschliessungsverhältniss wird in gewissen Gegenden zwischen Rhododendron hirsutum und Rhododendron ferrugineum, Saussurea alpina und Saussurea discolor, ferner zwischen Arten der Gattungen Gentiana, Veronica, Erigeron, Hieracium u. a. beobachtet.« — Den naheliegenden, aber auf unrichtigen Vorstellungen beruhenden Einwurf, dass von einem Kampf zweier Pflanzenformen doch nicht die Rede sein könne, so lange auf dem betreffenden Areal noch freier Raum vorhanden sei, entkräftet Nägeli folgendermaassen: »auf einem Schieferabhange stehen eine Million von Stöcken der Achillea moschata; sie nimmt selbstverständlich nicht allen Raum ein, denn es hätten hundert Millionen und mehr daselbst Platz, der übrige Raum wird von anderen Gewächsen occupirt. Es ist dies ein Gleichgewichtszustand, der sich mit Rücksicht auf die Bodenbeschaffenheit und die vorausgehenden klimatischen Einflüsse gebildet hat. Die Zahl von einer Million giebt uns also das Verhältniss, in welchem sich Achillea moschata gegenüber der anderen Vegetation zu behaupten vermag, und es ist

1) Nägeli in Sitzungsber. d. k. bayer. Akad. d. Wiss. 1865, 15. Dec.

ein ganz ungereimter Einwurf, wenn man sagt, es wäre ja noch viel Raum für Achillea atrata da. Wenn derselbe den Achilleen überhaupt zugänglich wäre, so würde er von der vorhandenen und jedenfalls bevorzugten Achillea moschata eingenommen. Denken wir uns nun den Fall, es befänden sich einmal auf dem genannten Schieferabhange, vielleicht in Folge künstlicher Anpflanzung, Achillea moschata und Achillea atrata gemengt, jede in der halben Individuenzahl, nämlich von 500,000. Von den beiden Arten gedeiht Achillea moschata hier, also auf der kalkarmen Unterlage, besser als Achillea atrata; letztere ist schwächlicher, ihre Gewebe sind weniger ausgereift; sie vermag in Folge dessen den äusseren schädlichen Einflüssen weniger zu widerstehen, wie den Sommerfrösten oder lang andauerndem Regenwetter oder anhaltender Trockenheit u. s. w. Nehmen wir beispielsweise an, es trete alle 20 bis 50 Jahre ein heftiger Frost zur Blüthezeit ein, welcher die Hälfte der Pflanzen von Achillea atrata tódtet, während demselben die stärkere Achillea moschata widersteht. Die Lücken werden durch Besamung wieder ausgefüllt, es gehèn aber mehr Achillea moschata auf als atrata, schon deswegen, weil jene nach dem Frost in der Zahl von 500,000, diese bloss von 250,000 Individuen vorhanden ist. Es sind also in der Folge unter der Million Achilleen, die auf dem ganzen Abhange vorkommen, Achillea moschata vielleicht mit 670,000, Achillea atrata mit 330,000 Individuen vertreten. Nach einem zweiten Froste, welcher wieder die Hälfte von Achillea atrata vernichtet, kommen schon nahezu 800,000 Exemplare von Achillea moschata auf 200,000 von Achillea atrata. So nimmt mit jedem aussergewöhnlichen Sommerfroste die Zahl der letzteren ab, bis sie endlich ganz von dem Standorte verschwunden ist, auf welchem eine verwandte stärkere Art auf ihre Kosten sich ausgebreitet hat.« — Zum Schluss soll hier noch folgende Bemerkung desselben Autors reproducirt werden: »Man könnte aus der oben gemachten Deduction (es bezieht sich diess nicht unmittelbar auf Obiges, gilt aber auch dafür) vielleicht den Schluss ziehen wollen, dass ein solches Resultat immer eintreten und von zwei Pflanzen die eine verdrängt werden müsse, weil beide kaum je von ganz gleicher Stärke seien. Diess wäre jedoch unrichtig, denn es gilt nur für Pflanzen von möglichst gleichen Existenzbedingungen. — Wir können uns einen anderen Fall denken, wo die beiden Arten durch ganz ungleiche äussere Einflüsse (z. B. die eine durch Frühlingsfröste, die andere durch trockene Hitze) leiden, so dass bald die Individuenzahl der einen, bald die der anderen sich vermindert, wo ferner die Samenbildung und das Keimen der Samen durch ungleiche äussere Einwirkungen gefördert wird, so dass bald die eine, bald die andere sich besonders vermehrt und die leer gewordenen Stellen ausfüllt. Hier muss das numerische Verhältniss der beiden Arten ein schwankendes sein; aber keine vermag die andere zu verdrängen.«

So wie sich der Kampf zwischen zwei Arten aus ihrem mehr oder minder guten Gedeihen auf einem Boden von bestimmter chemischer Beschaffenheit entspinnnt, so kann auch das Bedürfniss nach mehr oder weniger Wasser, mehr oder weniger Licht, Wärme u. s. w. die Art des Kampfes der daraus hervorgehenden Vorkommensverhältnisse bestimmen. Nägeli giebt auch für Ersteres einige Beispiele. Wenn Primula officinalis und Primula elatior in einer Gegend zusammen vorkommen, so schliessen sie sich zuweilen sehr genau von einander ab, indem Primula officinalis die trockenen, Primula elatior die feuchten Stellen bewohnt. Jede ist auf ihrem Standort die stärkere und vermag die andere zu verdrängen. Ist aber nur eine Art vorhanden, so zeigt sie sich nicht so wählerisch; Primula officinalis vermag für sich feuchtere, Primula elatior für sich allein trocknere Stellen zu bewohnen, als wenn sie in Gesellschaft sind; ähnlich verhalten sich Prunella vulgaris und grandiflora, in Bezug auf mageren und fruchtbaren Boden auch Rhinanthus Alectorolophus und Rhinanthus minor, Hieracium Pilosella und Hieracium Hoppeanum.

Diese Bespiele mögen genügen, zu zeigen, was man sich unter den Kampf um's Dasein zu denken hat. Man behalte aber im Auge, dass ein solcher sich in Bezug auf jede Lebensäusserung der Pflanze, in Bezug auf jedes Verhältniss der Aussenwelt, zumal auch zur Thierwelt entspinnen muss, dass der Verlauf desselben für dieselbe Pflanze an verschiedenen Orten ein anderer ist u. s. w. Das Verständniss der Descendenztheorie, vor Allem die Ein-

sicht in die Ursachen der so vollkommenen Einrichtungen der Organisation für ganz bestimmte, oft rein locale Lebensbedingungen der Pflanzen, hängt wesentlich von dem Verständniss des Kampfes um's Dasein ab.

§ 36. Verhältniss der morphologischen Natur der Organe ır Anpassung derselben an die Lebensbedingungen der lanzen. Jede Pflanze ist den Bedingungen und Umständen, unter denen sie ächst und sich fortpflanzt, sehr genau (aber nicht absolut genau) angepasst; re Organe haben die dazu nöthige Form, Grösse, Entwickelungsweise, Bewegchkeit, chemische Eigenschaften u. s. w.; wäre das nicht der Fall, so würde e Pflanze im Kampf um das Dasein unfehlbar zu Grunde gehen. Nun sind aber e Lebensbedingungen ungemein mannigfaltig, sie ändern sich im Lauf der iten und können in's Endlose wechseln. Dieser unendlichen Mannigfaltigkeit r Lebensbedingungen entspricht die Mannigfaltigkeit der Eigenschaften der lanzen, und doch sind es selbst bei den höher differenzirten Classen nur drei s vier morphologisch verschiedene Gliederungen, die Axengebilde, Blätter, Wurln und Trichome, welche unter Beibehaltung eines constanten morphologischen ıarakters durch unzählige Abänderungen ihrer physiologischen Eigenschaften esen Bedingungen genügen. Es wurde schon im dritten Kapitel des ersten ıches dieses Verhältniss als die Metamorphose der morphologischen Glieder der lanze bezeichnet, indem wir unter Metamorphose die physiologisch verschiedene ısbildung morphologisch gleichnamiger Glieder verstanden. Die verschiedene ıysiologische Ausbildung richtet sich nach den Lebensbedingungen der Pflanzen, ıd insofern ist die Metamorphose gleichbedeutend mit dem, was wir hier bereits ıpassung, Adaptation genannt haben, und was man ebenso gut als Accommoıtion bezeichnen kann. Wenn man von der Zweckmässigkeit im Bau der Pflann redet, so ist damit thatsächlich auch nur gemeint, dass die Form und sonigen Eigenschaften der Organe den Lebensbedingungen angepasst sind, was sich ıs der Existenz der Pflanze im Kampf um das Dasein ohne Weiteres von selbst giebt; die Ausdrücke Zweckmässigkeit, Adaptation und Metamorphose bezeichn also dieselbe Thatsache, sie können daher als Synonyme gebraucht werden, as an verschiedenen Stellen des vorliegenden Buches auch schon mehrfach schehen ist.

Für die im nächsten und letzten Paragraphen zu behandelnde Frage ist es ın sehr wichtig, von dem Verhältniss der Adaptation zur morphologischen Natur r Organe, von der grossen Constanz der morphologischen Charaktere und der ıendlichen Mannigfaltigkeit der Metamorphose eine möglichst klare Vorstellung ı haben; denn gerade dieses Verhältniss ist es, welches allein durch die Dendenztheorie und durch keine andere Theorie sich erklärt.

In seinen allgemeinsten Zügen tritt das Verhältniss der Adaptation zur morıologischen Natur der Organe hervor, wenn man beachtet, dass jedes morphogisch bestimmte Glied die allerverschiedensten Functionen und diese wieder in r verschiedensten Weise ausführen kann, dass also mit anderen Worten die orphologische Natur der Glieder einer Pflanze von ihrer Function unmittelbar cht bestimmt wird, dass andererseits auch die Function eines Organes von seiner orphologischen Natur unmittelbar nicht abhängt; so zeigt sich z. B., dass die ıargebilde (Trichome) bald als schützende Hüllen (meist in Knospen), bald als üsen, bald als aufsaugende Organe (als Wurzelhaare), bald als ungeschlecht-

[illegible] auftreten; [illegible]
[illegible] ausgebildet, [illegible]
[illegible] Winterknospen [illegible]
[illegible] bei Kei-
[illegible] bei den Gefäss-
[illegible] und ihre
[illegible] metamorphosirte
[illegible] die Blätter [illegible]
[illegible] und [illegible]
[illegible] Anhangsel
[illegible] verschiedenen [illegible]
[illegible] Blätter sind
[illegible] Drüsen;
[illegible] anderen
[illegible] — [illegible] Axentheile sind
[illegible] aufrechte
[illegible] bald
[illegible] Massen
[illegible] werden zu
[illegible] Form von
[illegible] — [illegible] mannigfaltig
[illegible] und
[illegible] besetzt.
[illegible] locker.
[illegible] als
[illegible]

[illegible]

[illegible]

[illegible]

en Zustande mit einer Felswand, einem Baumstamm und dgl. in Berührung, ldet sich an jedem Rankenzweig, der mit seinem hakenförmig gekrümmten die Spitze berührt, im Lauf weniger Tage eine polsterartige Anschwellung, ich später zu einer flachen rothen Scheibe ausbreitet und mit der Oberfläche Stütze innig verwächst; wahrscheinlich adhärirt dieses Haftorgan zunächst löge einer dünnen Schicht klebrigen, ausgeschiedenen Saftes; die Befestigung er Stütze wird aber vorwiegend dadurch bewirkt, dass die Haftscheibe in Vertiefungen des Stützpunktes eindringt, die kleinen Erhabenheiten umwächst; dem diess stattgefunden hat, wird die ganze Ranke dicker; sie zieht sich ubig zusammen, wodurch der Stammtheil, aus dem sie entspringt, zu der r, Felswand u. s. w hingezogen wird; alsdann verholzt sie, und die Festig- ihres Gewebes, das Anhaften der Haftscheibe ist so bedeutend, dass nach vin eine mit fünf Haftscheiben versehene, mehrere Jahre alte Ranke zehn d tragen konnte, ohne selbst zu zerreissen, und ohne dass die Haftscheibe von der Mauer ablöste. Da ein aufwärts wachsender Spross zahlreiche Ran- bildet, so ist diese Anheftung an die flache Stütze eine sehr wirksame und net, das jährlich zunehmende Gewicht des verholzenden und sich verdicken- Stammes zu tragen; die Pflanze erklimmt auf diese Weise Mauern und Dächer mehr als hundert Fuss hohen Gebäuden. Sehr interessant ist die Thatsache, solche Ranken der Ampelopsis, welche die zu erklimmende Mauer, Felswand w. nicht berühren, nach einiger Zeit absterben und zu dünnen Fäden zu- nentrocknen, die dann abfallen; eine Haftscheibe wird ohne Berührung mit Stütze nicht gebildet. Damit nun aber diese merkwürdigen Ranken leichter ler zu erklimmenden Wand in Berührung kommen, ist der aufrecht wachsende ss selbst kaum positiv heliotropisch, da er durch diese Eigenschaft sich und Ranken von der Stütze entfernen würde; die jungen Sprosse, die dem He- pismus so wenig zugänglich sind, richten sich dagegen unter dem Einflusse der vere aufwärts; ohne diese Eigenschaft des Sprosses hätte die ganze Einrich- der Ranken keinen Zweck.

Ganz äusserlich betrachtet, hat die Art, wie der wilde Wein an Felsen, rn, dicken Bäumen emporklimmt, eine gewisse Aehnlichkeit mit dem Klet- des Epheus; allein factisch sind beide ganz verschieden adaptirt; es wurde n früher gezeigt, wie durch den negativen Heliotropismus die belaubten uzweige an die Stütze angedrückt werden, wie der Gipfel des Zweiges an- s schwach positiv heliotropisch ist und sich mit einer schwachen Convexität Stütze dicht anlegt; an dieser angedrückten Stelle entstehen später die Reihen Haftwurzeln (nicht in Folge des Druckes, denn sie kommen auch an frei hän- en Zweigen zum Vorschein), die mit den Unebenheiten der Rinde des Bau- oder der Felswand, welche als Stütze dient, innig verwachsen und so den ustamm befestigen. Andere schwachstengelige Pflanzen erreichen den Zweck, assimilirenden und fertilen Sprosse emporzuheben, durch anscheinend viel chere Mittel; so die Brombeeren, Rosen, manche klimmenden Palmen (Cala- u. s, w., deren lange Triebe sich über benachbarte Pflanzen hinlegen, sich diesen tragen lassen, wobei ihnen hakenförmige Stacheln u. dergl. zu Hilfe nen

Für viele Pflanzen ist es im Kampf um die Existenz nützlich, dass sie den al occupirten Platz im Boden hartnäckig festhalten, ohne dass sie desshalb

wie die Bäume und Sträucher grosse Holzmassen zu bilden brauchen; sie perenniren unterirdisch und senden in jeder Vegetationsperiode einzelne Sprosse hinauf ans Licht und in die freie Luft, um dort zu assimiliren, zu blühen und die Samen auszustreuen. Das Perenniren unterirdischer Theile hat den Vortheil, dass die Pflanze, obgleich sie nur zu bestimmten Jahreszeiten assimilirt und wächst, doch nicht nöthig hat, jährlich einen neuen Standort zur Keimung ihrer Samen zu suchen, wie die annuellen; durch Ansammlung der Reservestoffe unter der Erde erstarkt die Pflanze, sie bildet ihre Knospen unterirdisch so weit aus, dass sie dann zur rechten Zeit rasch emporwachsen können auf Kosten eines reichlichen Vorraths von Reservestoffen. Mit grosser Kraft treten die Triebe in jedem Jahr hervor, während bei der annuellen Pflanze jährlich zahlreiche schwache Samenkeime zu Grunde gehen, bevor einige unter ihnen die Stärke erreichen, um sich vor der Verdunkelung und Verdumpfung durch die Nachbarn zu schützen. Die unterirdisch perennirenden Pflanzen haben vor Allem aber die Fähigkeit, grossen und langem Frost, den heftigsten Temperaturschwankungen zu widerstehen, weil diese in der Tiefe sich nur langsam geltend machen; daher gehören so viele Alpenpflanzen und Polarpflanzen in diese Kategorie; sie können auch Orte bewohnen, die viel zu trocken sind, um die Keimung annueller Pflanzen zu sichern, weil in der Tiefe die Feuchtigkeit sich länger hält; und zahlreiche andere Vortheile liessen sich nennen, die bei den annuellen jährlich aus Samen sich entwickelnden Arten natürlich durch andere Adaptationen aufgewogen werden.

Das Perenniren unter der Erde wird nun in der mannigfaltigsten Weise erreicht: bald sind es dünne unterirdisch hinkriechende Sprosse, in denen sich die Reservestoffe ansammeln und die zur bestimmten Zeit selbst über die Erde hervortreten, wie bei vielen Gräsern, oder deren Seitenknospen die Laubstengel entwickeln, wie bei den Schachtelhalmen, oder es sind dicke robuste Stämme, deren Sprosse jährlich an demselben Platz erscheinen. In manchen Fällen erneuert sich die ganze Pflanze jährlich: die im Vorjahr vorhandenen Theile sterben sämmtlich ab, und es vollzieht sich unterirdisch eine völlige Verjüngung des Individuums; bei der Kartoffel und Helianthus tuberosus bleiben nur die knollig angeschwollenen Gipfeltheile der unterirdischen Seitensprosse für's nächste Jahr übrig, der ganze diessjährige Stock verschwindet; bei vielen unserer einheimischen Orchideen findet die Verjüngung in einer der p. 205 dargestellten ähnlichen Weise statt; einen der interessantesten Fälle der jährlichen Erneuerung bietet Colchicum autumnale dar, worüber die Erklärung zu Fig. 391, p. 531 zu vergleichen ist. In diesen Fällen (mit Ausnahme der Orchideen) sind es unterirdische Axentheile, in denen sich die Reservenahrung ansammelt; in anderen Fällen sammelt sie sich in den anschwellenden Wurzeln, die mit einem unterirdischen Theil des Stammes, der die Ersatzknospen trägt, in Verbindung bleiben, so bei dem Hopfen, der Dahlia, der Zaunrübe. Bei den Zwiebeln dagegen sammelt sich die Reservenahrung in den Blättern (Zwiebelschalen), welche die entwickelungsfähigen Knospen umgeben: oft sind es besonders ausgebildete Niederblätter, bei Allium Cepa dagegen sind es die Basaltheile der Laubblattscheiden, in denen sich die Reservenahrung sammelt, und welche den Winter überdauern, nachdem die oberen Theile derselben Blätter abgestorben sind.

Auf die mannigfaltigsten Einrichtungen, die den Zweck verfolgen, die Selbstbefruchtung der Pflanzen ganz oder theilweise zu verhindern, um durch das

sexuelle Zusammenwirken verschiedener Individuen eine kräftigere und zahlreichere Nachkommenschaft zu erzielen, wurde schon im vorigen Kapitel hingewiesen und einige Fälle an Beispielen erläutert. So wie die äussere Form, Grösse, Farbe, Stellung, Bewegung der Blüthentheile fast überall wesentlich darauf berechnet ist, die Uebertragung des Pollens von einer Blüthe auf die andere, meist durch Insecten, zu ermöglichen, oft auch die Selbstbestäubung unmöglich zu machen, wie daraus eine grosse Verschiedenheit selbst solcher Blüthenformen, die nach einem und demselben morphologischen Typus gebaut sind, hervorgeht, so sind die Eigenschaften der reifen Samen und Fruchthüllen nicht minder darauf berechnet[1]), die Aussaat zu vermitteln: morphologisch ganz ähnliche Früchte können desshalb physiologisch ganz verschiedene Eigenschaften annehmen und morphologisch sehr verschiedene Formen durch ihre Adaptation an die Bedingungen der Aussaat einander ähnlich werden. Was die Insecten für die Befruchtung der dichogamen, diclinen, heterostylen und vieler anderer Blüthen leisten, das thun die Vögel bei der Aussaat vieler Samen, die in fleischigen, nahrhaften Fruchthüllen verborgen sind; in manchen Fällen ist eine Aussaat anders als durch Vögel, welche die Beeren geniessen, kaum denkbar, wie bei der Mistel. Trockene Früchte oder Samen, die aus trockenen Früchten fallen, sind oft mit Flugapparaten versehen, deren morphologische Bedeutung die allerverschiedenste sein kann; die Flügel am Samen der Abiesarten sind eine oberflächliche Gewebeschicht der Samenschuppe, die am Samen von Bignonia muricata entstehen aus dem Integument der Samenknospe, die Flügel der nicht aufspringenden Früchte von Acer, Ulmus sind Auswüchse des Pericarps; die Haarkrone am Samen der Asclepias syriaca leistet offenbar ähnliche Dienste, wie der Pappus vieler Compositen, der einer Metamorphose des Kelches entspringt; in diesen Fällen ist es darauf abgesehen, dass der Wind die Samen oder Früchte forttrage, in anderen Fällen werden grössere Thiere wider ihren Willen dazu gebraucht, indem sich die hakigen oder rauhen Früchte ihnen anhängen und anderwärts abfallen u. s. w.

Die meisten dieser Adaptationen lassen sowohl ihren Zweck wie die mechanischen Einrichtungen zur Erreichung desselben leicht erkennen; nicht selten aber erfordern die letzteren auch hier genauere Beobachtung und einiges Nachdenken, um verständlich zu werden; unter vielen anderen derartigen Fällen sei hier nur einer, den jeder leicht selbst beobachten kann, angeführt. Die Frucht von Erodium gruinum und anderen Geraniaceen[2]) löst sich in fünf Mericarpien auf, deren jedes einen unten zugespitzten Conus darstellt, der den Samen enthält und oben eine lange Granne trägt; im feuchten Zustand ist diese gerade ausgestreckt; trocknet sie nun, auf dem Erdreich liegend, aus, so zieht sich die Aussenseite der Granne stärker zusammen, das obere Ende beschreibt einen sichelförmigen Bogen und stemmt sich mit der Spitze auf den Boden, wobei der Conus sich auf seine untere Spitze stellt; der untere Theil der Granne beginnt nun sich in enge Schraubenwindungen zusammen zu ziehen, wobei der Conus sich um seine Axe dreht und in den Boden eingebohrt wird; die an ihm sitzenden etwas aufgerichteten Haare halten ihn hier wie Widerhaken fest; nach dem Eindringen

1) Dass diese Ausdrucksweise bei dem hier vertretenen Standpunkt nur einen metaphorischen Sinn hat und nur der Bequemlichkeit wegen gebraucht wird, bedarf wohl kaum besonderer Erwähnung.

2) Vergl. Hanstein: Sitzungsber. der niederrhein. Ges. in Bonn 1868.

des Conus bohrt sich nun auch der korkzieherförmige Theil der Granne selbst ein, jenen samenhaltigen Theil immer tiefer in den Boden hineintreibend. Wird das Ganze von Neuem befeuchtet, so sucht sich die Schraube zu strecken, ihre Windungen aber stemmen sich, aufwärts unterstützt von den auf der Convexität stehenden Haaren, an die Bodentheile, so dass auch diese Bewegung dazu beiträgt, den unteren Conus noch tiefer in den Boden einzutreiben; der Mechanismus wirkt also bei zu- und abnehmender Feuchtigkeit in gleichem Sinne, um den samenhaltigen Theil des Mericarpiums in die Erde zu bringen.

Manche Einrichtungen an Pflanzen haben etwas ungemein Auffallendes durch das Zusammentreffen der verschiedensten Eigenschaften zur Erreichung eines ganz bestimmten, nur gewissen specifischen Lebensverhältnissen entsprechenden Zweckes, so die Ausstattung der Ampelopsis zum Emporklimmen an senkrechten Wänden, die Einrichtung der Blüthe von Aristolochia Clematitis, das Aufspringen der Früchte von Momordica elaterium und tausend andere Vorkommnisse. Derartige exquisite Fälle sind gewöhnlich durch zahlreiche und verschiedenartige Uebergänge oder Mittelformen mit den gewöhnlichen Vorkommnissen oder selbst mit anderen extremen Fällen verbunden; diese Uebergangsbildungen wurden von Darwin für die Schling- und Kletterpflanzen und für die Befruchtung der Orchideen in seinen schon genannten Schriften, für die Befruchtung der Salviaarten von Hildebrand in Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. IV. 1865 ausführlich beschrieben.

§ 37. Die Descendenztheorie. Die in den vorhergehenden Paragraphen mehr angedeuteten als dargestellten Thatsachen und Folgerungen sind die Grundlagen der Descendenztheorie: dieselbe besteht in der Annahme, dass die verschiedensten Pflanzenformen in einem ähnlichen Verhältniss zu einander stehen, wie die fortgebildeten Varietäten einer Stammform zu dieser und unter einander; sie nimmt an, dass die verschiedenen Arten einer Gattung fortgebildete Varietäten einer Stammform sind, dass ebenso die verschiedenen Gattungen einer Familie ihre gemeinsamen Eigenschaften ihrer Abstammung von einer und derselben, älteren Stammform, ihre Verschiedenheiten aber der Variation und Accumulation neuer Eigenschaften der Nachkommen in langen Generationsreihen verdanken; die Descendenztheorie geht noch weiter und nimmt dieselbe gegenseitige Verwandtschaftsbeziehung zwischen den verschiedenen Familien einer Klasse, zwischen den verschiedenen Klassen einer Gruppe und endlich zwischen den verschiedenen Gruppen unter einander an. Die Descendenztheorie betrachtet die Variation bei der Fortpflanzung als die Ursache aller Verschiedenheit der Pflanzen, die Erblichkeit der Varietäteigenschaften als die Ursache der Uebereinstimmung, welche auch zwischen den verschiedensten Pflanzenformen herrscht; das, was wir das gemeinschaftliche Wachsthumsgesetz einer Klasse oder auch wohl ihren Typus nennen, verdanken alle Pflanzen dieser Klasse ihrer Abstammung von einer Stammform (Archetypus, Darwin); was man seit langer Zeit als Verwandtschaft der Pflanzenformen in einem bloss metaphorischen Sinne bezeichnet, ist demnach für die Descendenztheorie eine wirkliche Verwandschaft, Blutsverwandschaft in den verschiedensten Graden; die Verschiedenheiten sind im Laufe sehr langer Zeiten, d. h. durch sehr zahlreiche Generationen dadurch entstanden, dass die Nachkommen desselben Archetypus fortfuhren zu variiren, dass verschiedene Nachkommen in verschiedener Weise variirten, dass die verschiedenen Varietäten unter verschiedenen klimatischen Bedingungen, besonders aber unter den verschiedenen Bedingungen, welche der Kampf um das Dasein darbot, ihre Ver-

schiedenheiten immerfort steigerten und steigern mussten, um existenzfähig zu bleiben, während zahllose Varietäten, Species, Gattungen nach und nach zu Grunde gingen, weil sie für den Kampf um das Dasein unter neuen Verhältnissen, wie sie die geologischen Veränderungen und das Auftreten anderer besser adaptirter Arten mit sich brachten, nicht genügend ausgerüstet waren.

Ihre wissenschaftliche Berechtigung gewinnt die Descendenztheorie dadurch, dass sie allein im Stande ist, alle gegenseitigen Beziehungen der Pflanzen unter einander, ihre Beziehungen zu dem Thierreich und zu den Thatsachen der Geologie und Palaeontologie, ihre Vertheilung auf der Erdoberfläche zu verschiedenen Zeiten u. s. w. auf sehr einfache Weise zu erklären, indem sie keine anderen Voraussetzungen braucht, als die Variation mit Erblichkeit und den beständigen Kampf um das Dasein, welcher nur die mit nützlichen Eigenschaften hinreichend ausgerüsteten Formen bestehen lässt, die anderen eher oder später vernichtet; beide Voraussetzungen aber stützen sich auf unzählige Thatsachen. In der Descendenztheorie ist nur eine Hypothese, d. h. nur eine Voraussetzung, die sich nicht unmittelbar als Thatsache beweisen lässt, enthalten, nämlich die Annahme, dass der Betrag der Variationen ein beliebig grosser in beliebig langer Zeit werden könne. Da nun aber die Descendenztheorie, in welcher diese Hypothese involvirt ist, hinreicht, die Thatsachen der Morphologie und Adaptation zu erklären, und da keine andere wissenschaftliche Theorie dieses leistet, so ist damit auch die Berechtigung der genannten Hypothese erwiesen.

Die Descendenztheorie lässt es begreiflich erscheinen, wie die Pflanzen zu ihrer ausserordentlich zweckmässigen Ausrüstung für den Kampf um's Dasein gelangt sind; der Kampf um's Dasein selbst hat sie so ausgerüstet, indem er unter den neuentstandenen, mit verschiedenen Talenten begabten Varietäten immer nur die bestehen und sich fortpflanzen liess, welche für das Klima und die Concurrenz der Mitbewerber, gegen die Angriffe der Thiere u. s. w. am besten ausgestattet waren; so mussten aus schwachen, unmerklichen Anfängen nach und nach durch Accumulation nützlicher Eigenschaften Adaptationen sich entwickeln, die das Werk sorgfältigster, umsichtigster Berechnung und Ueberlegung, zuweilen aber auch grausamer Laune (wie bei der Bestäubung von Apocynum androsaemifolium durch Fliegen, die dabei zu Tode gemartert werden) zu sein scheinen.

Die Thatsache, dass morphologisch gleichartige Glieder für die verschiedensten Functionen ausgerüstet sind, wird erklärlich, wenn man bedenkt, dass die morphologischen Verhältnisse im Aufbau der Pflanzen eben diejenigen sind, welche am sichersten auf die Nachkommen sich vererben, weil sie für den Kampf um's Dasein entweder bedeutungslos sind, oder weil sie bei den verschiedensten Lebensverhältnissen sich als nützlich erweisen, wie die Gliederung in Stamm, Blatt, Wurzel, die Differenzirung in verschiedene Gewebesysteme u. s w., durch welche die Theilung der physiologischen Arbeiten, die Erwerbung mannigfaltigster Eigenschaften für den Kampf um's Dasein erleichtert wird. Die Thallophyten, Characeen und Lebermoose zeigen, dass diese Differenzirungen, diese morphologischen Gliederungen anfangs, bei den niedersten, ersten Pflanzen nicht da waren, dass sie sich nach und nach entwickelten: als sie aber einmal ausgebildet waren, wurden sie bei weiteren Variationen festgehalten, weil sie niemals ein Hinderniss, wohl aber oft ein Vortheil für die Adaptation waren.

Die [illegible] Verhältnisse führt zu einer der merkwürdigsten Erscheinungen, zur Erzeugung von Gliedern ohne Function: es kam offenbar vor, dass ererbte Eigenschaften unter neuen Lebensverhältnissen der Nachkommen keine Verwendung mehr fanden, weil die betreffenden physiologischen Bedürfnisse der Pflanzen durch andere Mittel, durch veränderte Adaptationen gedeckt wurden. Dahin gehören z. B. die mikroskopisch kleinen Blättchen an den wurzelähnlichen Sprossen von Psilotum, die Bildung des Endosperms im Embryosack vieler Dicotylen, deren Embryo später so stark wächst, dass er das Endosperm verdrängt, während er sich mit Reservestoffen füllt, die sonst das Endosperm der Keimpflanze darbietet; am auffallendsten ist aber das Verhalten der chlorophyllfreien Schmarotzer und Humusbewohner, die sich in verschiedenen Pflanzenabtheilungen vorfinden und deren nahe Verwandte chlorophyllhaltige, grosse, grüne Blätter bilden, während jene zwar Blätter in morphologisch ähnlicher Weise erzeugen, die aber weder grün noch gross sind, bisweilen bis zum Unkenntlichen verkümmern; die Descendenztheorie wird nicht anstehen zu behaupten, dass die chlorophyllfreien Schmarotzer und Humusbewohner die veränderten Nachkommen chlorophyllhaltiger, belaubter Vorfahren sind, die sich nach und nach angewöhnten, die assimilirten Nahrstoffe anderer Pflanzen oder die brauchbaren Zersetzungsproducte derselben aufzunehmen, und je mehr sie das thaten, desto überflüssiger wurde für diese Pflanzen die eigene Assimilation; damit wurden die grünen Blätter bedeutungslos, das Chlorophyll derselben hörte auf sich zu bilden; die chlorophyllfreien Blätter aber hatten für die neue Pflanzenform wenig oder gar keinen Nutzen, und so wurde auf ihre Ausbildung möglichst wenig Substanz aufgewendet, sie wurden also mit zunehmender Ausartung immer kleiner.

Vom Standpunkt der Descendenztheorie aus gesehen, stellt das natürliche Pflanzensystem die Verwandtschaft, d. h. die Abstammungsverhältnisse der Pflanzen dar; eine Species besteht aus allen Varietäten, die aus einer Stammform zuletzt hervorgingen, eine Gattung besteht aus allen Species, die aus einer älteren Stammform entstanden und im Lauf der Zeiten sich weiter differenzirten, eine Familie umfasst die Gattungen, die aus einer noch älteren Stammform durch Variation hervorgingen, die erste Stammform für die Klassen einer Gruppe gehört einer noch älteren Vergangenheit, und schliesslich muss es eine Zeit gegeben haben, wo die ersten Pflanzen den Anfang der ganzen Entwickelungsreihe machten und durch ihre variirenden Nachkommen die Urtypen der späteren Formen wurden. — Die im II. Buch ausführlicher dargestellten Verwandtschaftsbeziehungen der Klassen und Gruppen des Pflanzenreichs könnte man durch Linien versinnlichen, die sich den Verwandtschaften entsprechend an einander anschliessen; man würde so ein System divergirender Linien erhalten, ähnlich einem unregelmässig ausgebildeten Verzweigungssystem. Man würde bei dieser Construction, von den niedersten Algen ausgehend, verschiedene Linien (Abstammungsreihen) nach den verschiedenen höchst entwickelten Algen hinziehen müssen; von den Siphoneen aus würde sich ein Zweig abbiegen, der mit den Phycomyceten beginnt und selbst mannigfaltig verzweigt zu den verschiedenen Pilzformen hinführt; an eine höhere Algenabtheilung würde sich eine Linie anschliessen, die uns die Characeen repräsentirt, und in deren Nähe würde ein anderer Ast abbiegen, der, in zwei Zweige spaltend, die Muscineen (Lebermoose

und Laubmoose) darstellt; in derselben Gegend könnte sich die Linie ansetzen, welche uns die Stammältern der Gefässkryptogamen vorführt, und aus diesem Aste des Stammbaumes würden die Farne, Equiseten, Ophioglosseen, Rhizocarpeen und Lycopodiaceen als vielfach verzweigte Aeste hervorgehen; da, wo der Ast für die hetorosporen Gefässkryptogamen entspringt, würden auch wohl die Stammformen der Phanerogamen liegen, die mit den Cycadeen beginnend sich weiter verzweigen und die Coniferen, Monocotylen und Dicotylen erzeugen. Vieles ist in diesem Schema noch unbestimmt; aber je weiter die Forschung an der Hand einer strengeren Methode und im Licht der Descendenztheorie fortschreitet, desto mehr wird es gelingen, den Stammbaum zu vervollständigen, ihn zu einem klaren Bilde zu gestalten.

Die Descendenztheorie verlangt, dass die verschiedenen Pflanzenformen zu verschiedenen Zeiten entstanden sind, dass die Urformen der einzelnen Klassen und Gruppen früher da waren, als die abgeleiteten, und die palaeontologischen Forschungen, obgleich sie nur über sehr ungenügendes Material verfügen, entsprechen dieser Forschung.

Ebenso ist es eine nothwendige Consequenz der Descendenz, dass jede Pflanzenform an einem bestimmten Orte zuerst entstand, und dass sie sich von dort nach und nach weiter ausbreitete, dass sie im Lauf der Zeiten wanderte; dass ihre Wanderung von klimatischen Verhältnissen, der Concurrenz der Mitbewerber abhing, dass sie auf Hindernisse stiess oder Transportmitteln begegnete, durch die sie sich rascher ausbreiten konnte [1]. Die Pflanzengeographie hat bereits für manche Formen die Orte auf der Erdoberfläche bestimmt, von denen ihre Verbreitung und Wanderung ausging (Verbreitungscentra), sie hat gezeigt, wie die Verbreitung bald durch das Klima, bald durch Gebirgszüge, bald durch Meere verhindert wird, wie später entstandene Inseln sich von benachbarten Continenten aus mit Pflanzen bevölkerten, die zu Stammformen neuer Arten wurden [2], wie manche Arten, auf einem für sie neuen Boden (z. B. europäische Pflanzen in Amerika, und umgekehrt) zuweilen den Kampf um's Dasein mit den dort einheimischen Arten siegreich aufnahmen und sich enorm vermehrten; es gelingt sogar, in der Vertheilung der gegenwärtig existirenden Pflanzen, z. B. der Alpenpflanzen, die Wirkungen der letzten grossen geologischen Veränderungen, des Eintritts und Wiederverschwindens der Eiszeit und früherer Epochen, noch zu erkennen.

Wenn man bedenkt, wie viele Generationen unsere Culturpflanzen durchlaufen müssen, bevor ein erheblicher Betrag von neuen Eigenschaften an ihren Varietäten sichtbar wird, wie lange es oft dauert, bevor die neuen Eigenschaften erblich werden, und wenn man bedenkt, wie ausserordentlich gross die Verschiedenheiten der erblichen Eigenschaften der Pflanzen sind, so kommt man zu dem Schluss, dass seit dem Erscheinen der ersten Pflanzen auf der Erde eine undenkbar lange Zeit vergangen sein muss; aber auch die Geologie und die Physik des

1) Was sich in dieser Richtung leisten lässt, zeigt A. Kerner beispielsweise an den Verwandtschaftsverhältnissen, der geographischen Verbreitung und Geschichte der Cytisusarten aus dem Stamme Tubocytisus (die Abhängigkeit der Pflanzengestalt von Clima und Boden: Innsbruck 1869).

2) Vergl. Dalton Hooker: considérations sur les flores insulaires (Ann. des sc. nat. 5. Série: IV, p. 266).

Erdkörpers verlangen derartige Zeiträume zur Erklärung anderer Thatsachen, und auf einige Millionen von Jahren mehr oder weniger kommt ohnehin Nichts an, wenn es sich um Erklärung solcher Thatsachen handelt, die erst im Laufe der Zeit sich bis zu einem gegegebenen Betrage steigern können.

Die ersten Anfänge der Descendenztheorie, die ebenso für das Thierreich, wie für das Pflanzenreich gilt, finden sich bei Lamarck am Anfang des Jahrhunderts (Zoologie philosophique 1809), sie wurde später von Geoffroy St. Hillaire vertheidigt, hat sich aber erst durch Darwin's Werk: on the origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life (London 1860) derart Bahn gebrochen, dass sie fortan als ein integrirender Theil der Wissenschaft bestehen wird. Darwin's grosses Verdienst ist es, den Kampf um's Dasein, den alle lebenden Wesen zu kämpfen haben, als Thatsache festgestellt und seine Wirkung auf die Zerstörung oder Erhaltung neuer Varietäten dargethan zu haben; erst durch den Kampf um's Dasein ist das treibende Princip erkannt, die Descendenztheorie befähigt worden, das grosse Problem zu lösen, warum morphologisch gleichartige Organismen so verschiedene Anpassungen haben, und umgekehrt zu zeigen, wie überhaupt die Zweckmässigkeit in der Organisation und zugleich die verwandtschaftlichen Beziehungen der Pflanzen unter einander sich erklären lassen. Darwin betrachtet die »natürliche Auswahl«, welche der Kampf um's Dasein bewirkt, als die einzige Ursache der steigenden Differenzirung der variirenden Pflanzen; er geht von der Ansicht aus, dass jede Pflanze nach allen Richtungen hin variirt, ohne irgend eine bestimmte Tendenz, sich nach irgend einer bestimmten Richtung weiter auszubilden; er überlässt es dem Kampf um's Dasein allein, einer oder einigen Varietäten unter den unzähligen, die sich bilden, die weitere Existenz zu sichern, und ist überzeugt, dass auf diese Weise nicht nur eine vollständige Adaptation der neuen Formen zu Stande kommt, sondern auch die morphologische Gliederung sich immer weiter fortbildet. Nägeli[1] nimmt dagegen an, dass schon in jeder Pflanze selbst die Tendenz liege, nach einer bestimmten Richtung hin zu variiren, die morphologische Differenzirung zu steigern, oder, wie man es gewöhnlich nennt, sich zu vervollkommnen; die grossen rein morphologischen Verschiedenheiten der Pflanzenklassen und kleinerer Abtheilungen konnten dann diesem inneren Trieb zu höherer und verschiedenartiger Differenzirung ihr Dasein verdanken, während der Kampf um die Existenz die Adaptation der einzelnen Formen bewirkt. — Es lassen sich schwerwiegende Gründe für und wider beibringen, ich glaube aber, dass es bei dem jetzigen Stand der Wissenschaft noch unthunlich ist, sich für oder wider Nägeli's Annahme zu entscheiden; die grossen Leistungen der Descendenztheorie bleiben im einen wie im andern Fall bestehen, denn die Ansicht Nägeli's schliesst die Darwin's nicht aus, sondern diese schliesst jene als einen specielleren Fall in sich.

Die ersten und einfachsten Pflanzen hatten keine Eltern, sie entstanden durch Urzeugung; ob dieses nur einmal stattfand, ob gleichzeitig nur eine oder zahlreiche Urpflanzen sich bildeten und im letzteren Fall zu verschiedenen Entwickelungsreihen Anlass gaben, ob, wie Nägeli annimmt, zu jeder Zeit und noch jetzt Urzeugung stattfindet und durch diese der Anfang neuer Entwickelungsreihen gegeben wird, sind noch zu lösende Fragen, die wir hier aber nicht weiter verfolgen.

1) Nägeli: »Entstehung und Begriff der naturhistorischen Art« (München 1865).

Register.

Sinnstörende Druckfehler:

p. 131 Zeile 5 und 7 von oben statt Fig. 104 lies Fig. 112.
p. 301 Zeile 10 von oben statt Kerns lies Thallus.
p. 569 Zeile 3 von unten statt Monotropeen lies Frankeniaceen.

Druck von Breitkopf und Härtel in Leipzig.









